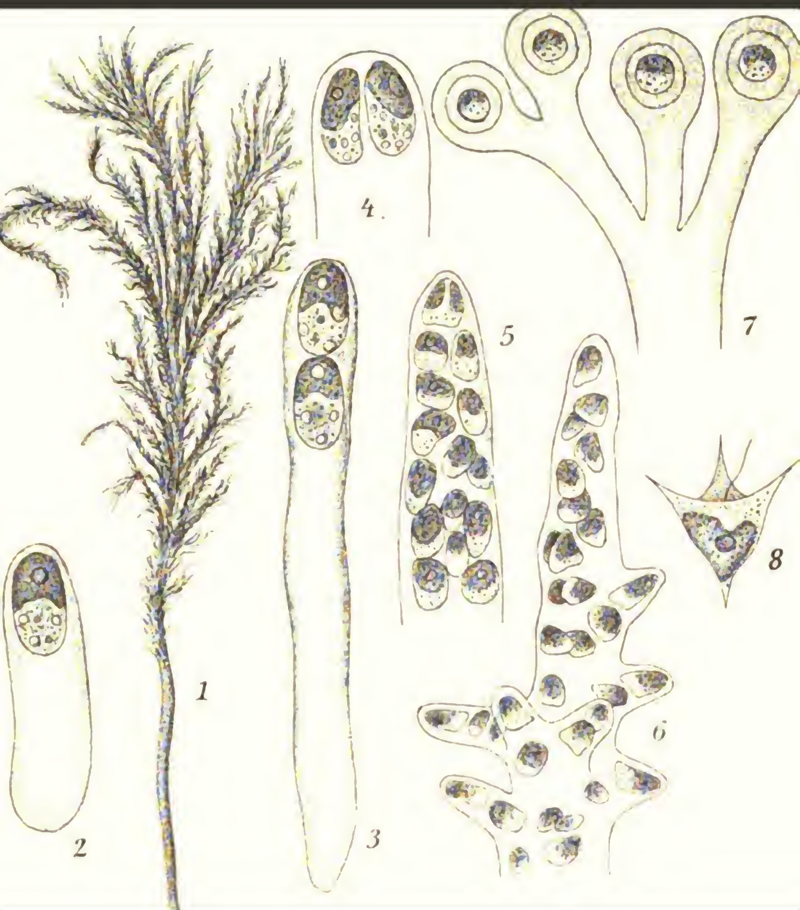


Morphologie und biologie der algen

Friedrich Oltmanns


THE UNIVERSITY OF MICHIGAN
·LIBRARIES·
THE UNIVERSITY OF MICHIGAN
ARTES SCIENTIA VERITAS
1817



MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE

DER

ALGEN

VON

DR. FRIEDRICH OLTMANNS
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

ERSTER BAND

SPEZIELLER TEIL

MIT 3 FARBIGEN UND 473 SCHWARZEN ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1904.

VORWORT.

Seit Falkenberg im Jahre 1882[1]) zusammenfaßte, was man damals über Algen wußte, ist eine von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Bearbeitung der ganzen Algengruppe nicht mehr veröffentlicht worden. Wenn nun auch Engler und Prantl's „natürliche Pflanzenfamilien“ als Nachschlagewerk für die Algen sehr wertvoll sind, so glaubte ich doch, unter den obwaltenden Umständen die Bearbeitung einer neuen, allgemein gehaltenen Morphologie und Biologie der Algen wagen zu dürfen. Das was ich im Laufe mancher Jahre im Laboratorium sowohl als auch am Wasser selber gesehen, wollte ich mit dem Material, welches zahlreiche Forscher während vieler Jahrzehnte erarbeitet, zu einem einheitlichen Ganzen zusammenschweißen. Ursprünglich war ein kurzes Lehrbuch geplant, aber die Menge des Stoffes ließ das Ganze zu einem Handbuch anschwellen, das ich in zwei Teile zerlegen mußte. Der erste Band, welcher hier vorliegt, behandelt die einzelnen Familien, der zweite kleinere die allgemeinen Fragen; ich hoffe letzteren im nächsten Frühjahr erscheinen lassen zu können.

Die Frage, was soll man bringen, was fortlassen, war wie immer nicht leicht zu beantworten. Viele Leser werden die Cyanophyceen vermissen. Ich konnte mich indes nicht entschließen, sie mit zu behandeln, weil ich glaube, sie stehen mit einem Teil der Formen, welche man heute noch Bakterien nennt, im engsten Zusammenhange; sie können nur in Verbindung mit Cladothrix, Beggiatoa und vielen ähnlichen Gattungen verstanden werden. Ohne erneute, eingehende Untersuchung schien mir das alles aber nicht wohl darstellbar zu sein.

Die Charales habe ich trotz mancher Zweifel aufgenommen; notwendig aber erschien mir die Verarbeitung der farbigen Flagellaten. Es zeigt sich immer mehr, daß die Algen phylogenetisch auf jene zurückgehen, und wenn auch vieles noch nicht geklärt ist, so glaubte ich, es sei nicht unzweckmäßig, die Fachgenossen über jene Gruppen mit zu belehren.

Freilich aus eigener Anschauung kenne ich diese Formen wenig, und so muß ich den Leser bitten, gerade mit diesen Kapiteln des Buches Nachsicht zu üben. Das Gleiche gilt für einige andere, in welchen ich nur zusammenstellte, was die Literatur bot. Im übrigen habe ich nach Kräften versucht, mich an den Objekten selber zu informieren; ich habe manches selber geprüft, nachuntersucht und ergänzt. Ich wurde darin unterstützt durch Herrn Dr. Ed. Gruber in Freiburg; er hatte die Freundlichkeit, auf meine Bitte einige Nachprüfungen selber auszuführen und Präparate herzustellen, welche als Vorlage für Zeichnungen geeignet waren. Herr Kollege

[1]) Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. 2.

BERTHOLD in Göttingen überließ mir unveröffentlichte Notizen und Zeichnungen, besonders von Siphoneen und Ectocarpeen, welche das publizierte Tatsachenmaterial oft wesentlich ergänzten, und Herr Dr. KUCKUCK in Helgoland übersandte mir nicht bloß eine Anzahl von Originalzeichnungen, sondern erteilte auch jederzeit über mancherlei Fragen Auskunft.

Material erhielt ich mehrfach von der zoologischen Station in Neapel und von der biologischen Anstalt in Helgoland; beide Institute öffneten mir wiederholt ihre Pforten und stellten mir ihre Hilfsmittel in liberalster Weise zur Verfügung. Das Großh. badische Ministerium gewährte wiederholt einen Zuschuß zu den Reisekosten und gestattete die Benutzung des badischen Arbeitsplatzes in Neapel.

Die Literatur (bis Jan. 1904) ist tunlichst vollständig berücksichtigt und das Wichtigste am Schluß der einzelnen Kapitel in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt worden. Was nicht am Ort zu haben war, stand mir aus der Bibliothek des botan. Instituts zu Straßburg und aus derjenigen des Herrn Grafen SOLMS sowie anderer Fachgenossen zur Verfügung. Manche, besonders ausländische Schriften freilich konnte ich leider nicht zu Gesicht bekommen, diese sind dann in der Regel auch nicht zitiert worden; event. findet sich ein Hinweis auf JUST's Jahresbericht.

Die Zeichnungen, Originale wie Kopien, sind fast alle von unserem Universitätszeichner, Herrn R. SCHILLING, angefertigt und dann auf zinkographischem Wege vervielfältigt worden. Für einige Bilder wurden die Stöcke von den Besitzern zur Verfügung gestellt.

Allen, welche meine Arbeit unterstützten, auch solchen, die hier nicht genannt sind, spreche ich meinen herzlichen Dank aus, nicht zuletzt dem Herrn Verleger, der allen meinen Wünschen bereitwillig entgegen kam.

Freiburg, d. 15. Juli 1904.

Oltmanns.

Inhaltsübersicht des speziellen Teiles.

Seite

Einleitung 3

I. Chrysomonadineae 5
1. Chromulinaceae 6
2. Hymenomonadaceae . . 11
3. Ochromonadaceae 11
Anhang 12

II. Heterocontae 18
1. Chloromonadaceae . . . 18
2. Confervaceae 20
3. Botrydiaceae 25
4. Chlorotheciaceae 27

III. Cryptomonadineae 30

IV. Euglenaceae 32

V. Dinoflagellata 35
1. Gymnodiniaceae 35
2. Peridiniaceae 36
3. Prorocentricae 40
Allgemeines 41

VI. Acontae (Zygophyceae) 51
a. Conjugatae 51
1. Mesotaeniaceae 53
2. Zygnemaceae 56
3. Desmidiaceae 72
b. Bacillariaceae 91

VII. Chlorophyceae 133
a. Volvocales 134
1. Polyblepharidaceae . . . 135
2. Chlorodendraceae 136
3. Chlamydomonadaceae. . 138
4. Phacotaceae 147
5. Volvocaceae 148
6. Tetrasporaceae 165
b. Protococcales 169
1. Protococcaceae 170
2. Protosiphonaceae. . . . 177
3. Halosphaeraceae 181
4. Scenedesmaceae 183
5. Hydrodictyaceae 192
c. Ulotrichales 197
1. Ulotrichaceae 198
2. Ulvaceae 205
3. Prasiolaceae 208
4. Cylindrocapsaceae . . . 211
5. Oedogoniaceae 212
6. Chaetophoraceae 222
Zweifelhafte Chaetophoraceen 236
7. Aphanochaetaceae . . . 240
8. Coleochaetaceae 241
9. Chroolepidaceae 247

Seite

d. Siphonocladiales 255
1. Cladophoraceae 255
2. Siphonocladiaceae . . . 267
3. Valoniaceae 269
4. Dasycladaceae 273
5. Sphaeropleaceae 288
e. Siphonales 291
1. Codiaceae 291
2. Bryopsidaceae 303
3. Caulerpaceae 309
4. Vaucheriaceae 317
Charales 328

VIII. Phaeophyceae 348
a. Phaeosporeae 349
Die Vegetationsorgane der Phaeosporeen 350
1. Ectocarpaceae 350
a. Ectocarpeae 353
b. Desmarestieae 357
c. Punctarieae 362
d. Scytosiphoneae 364
e. Dictyosiphoneae 367
f. Chordeae 368
g. Asperococceae. 371
h. Encoelieae 374
i. Splachnidium 376
k. Eudesmeae 377
l. Mesogloeeae 379
m. Myrionemeae 382
n. Elachisteae 384
o. Chordarieae 387
p. Sporochnideae 391
2. Cutleriaceae 396
3. Sphacelariaceae 405
a. Sphacelarieae 408
b. Stypocauleae 416
c. Cladostepheae 420
4. Laminariaceae 423
a. Laminarieae 425
b. Lessonieae 430
c. Costatae (Agareae) . . 441
Die Fortpflanzung der Phaeosporeen 461
b. Akinetosporeae 473
1. Tilopteridaceae 473
2. Choristocarpaceae . . . 478
c. Cyclosporeae 480
1. Dictyotaceae 480
2. Fucaceae 489

Bangiales 529
Bangiaceae 529

Seite
IX. Rhodophyceae 535
Allgemeines 535
Aufbau der vegetativen Organe . 538
I. Springbrunnentypus 539
Nemalieen, Nemastomeen 539
Furcellaria, Polyides . . 544
Gigartineen usw. . . . 546
Rhodophyllideen 549
Chrysymenia 550
Acanthopeltis 551
Constantinea 552
Chaetangieen 556
Scinaia 556
Squamariaceen 557
Corallinaceen 559
Chylocladieen 564
Thorea 567
II. Zentralfadentypus 569
1. Batrachospermoide Formen 569
Thuretella usw. 569
Gloeosiphonia 572
Batrachospermum . . . 573
Lemanea 575
Gelidiaceen 577
Gigartinaceen 578
Wrangelieen 579
2. Ceramiaceae 581
Plumarien 582
Griffithia 588
Ceramium 588
Spyridia 591
3. Delesseriaceae 591
Delesserieen 591
Nitophylleen 596
4. Rhodomelaceae 599
A. Radiäre Rhodomelaceen 599
a. Lophothalia - Polysiphonia - Chondria-Reihe . . . 599
Allgemeines 600
Lophothalia . . . 607
Brogniartella . . . 607
Polysiphonia . . . 607
Rhodomela 611
Chondria 612
Laurencia 613
b. Dasyeen 615
Dasya 615
Thuretia, Dictyurus 617
c. Bostrychieen . . . 619
B. Dorsiventrale Rhodomelaceen 620
a. Pterosiphonieen . 620
b. Herposiphonieen . 622

Seite
c. Placophora und Pollexfenia . . . 624
d. Polyzonieae . . . 627
e. Amansieae 630
III. Jugendstadien, Haftorgane usw. 637
Jugendstadien 637
Haftorgane 644
Adventiväste 647
Perennierende Florideen 647
Die Fortpflanzung 649
I. Die Verteilung der Fortpflanzungsorgane 649
II. Ungeschlechtliche Fortpflanzung 650
Monosporen 650
Tetrasporen 651
Brutzellen u. Brutknospen 666
III. Die Sexualorgane 668
1. Antheridien und Antheridienstände 668
Büschelförmige 669
Krusten 670
Nemathecien 672
Corallineen 673
Ceramieen 675
Rhodomeleen 675
2. Die Carpogonien u. deren Befruchtung 678
IV. Sporophyt u. Karposporen . . 683
1. Nemalionales 683
Batrachospermum, Lemanea usw. 683
Dermonema, Galaxaura . 686
2. Cryptonemiales 688
Dudresnaya usw. 688
Rhizophyllideen 694
Squamariaceen 695
Corallinaceen 696
Gloeosiphonia 697
Thuretella 699
3. Ceramiales 700
a. Ceramiaceae 700
Callithamnion 701
Antithamnion, Griffithia usw. 703
b. Rhodomelaceae 706
c. Delesseriaceae 713
4. Gigartinales 716
Harveyella 716
Gigartina usw. 718
Wrangeliaceen 719
Rhodophyllidaceen . . . 720
5. Rhodymeniales 724
Sphaerococcaceen . . . 724
Rhodymeniaceen . . . 726
Chylocladieen 726

I.

Spezieller Teil.

Einleitung.

Die Algen gehen phylogenetisch auf die Flagellaten zurück. Das ist eine Überzeugung, die sich (wie ausführlicher in dem Kapitel über Verwandtschaften erörtert werden soll) immer mehr Bahn bricht, und dieser Erkenntnis entsprechend nehme ich diejenigen Protistengruppen hier auf, welche als Stammformen von Algen event. in Anspruch genommen werden können. Ich tue das um so lieber, als dies Verfahren ermöglicht, manchen von den Organismen einen halbwegs festen Platz anzuweisen, welche seit Jahrzehnten zwischen Zoologen und Botanikern hin- und hergeworfen werden.

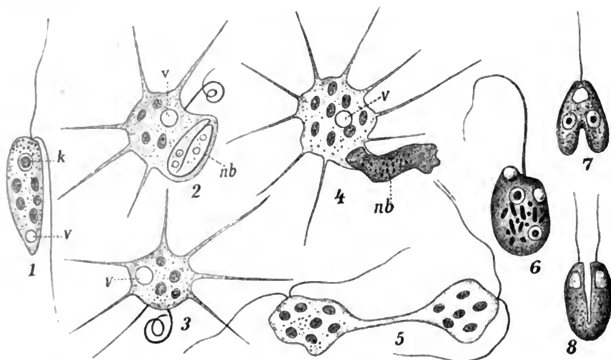


Fig. 1. *1—5 Dimorpha radiata* Klebs n. KLEBS. *1* frei schwimmend. *2, 3* auf dem Substrat kriechend. *4* Aufnahme fester Nahrung. *5* Teilung. *6 Oikomonas Termo* Ehrbg. n. BÜTSCHLI. *7, 8 Scytomonas pusilla* Stein. *k* Kern. *v* Vakuole. *nb* Nahrungsballen.

In Ermangelung eigener Untersuchungen stütze ich mich in dem folgenden Abschnitt in erster Linie auf die Arbeiten von BÜTSCHLI und KLEBS, auf das ältere Opus von STEIN und das jüngere von SENN, sowie auf die später zu nennenden Autoren und greife zur Orientierung aus den relativ niedrig stehenden Rhizomastiginen die Gattung Dimorpha Gruber heraus.

Die völlig farblose Dimorpha radiata Klebs (Fig. 1) besitzt im frei schwimmenden Zustande einen länglichen oder birnförmigen Körper *Dimorpha.*

(Fig. 1, *1*), welcher am Vorderende zwei Geißeln führt. Eine derselben ist nach vorn gerichtet, die andere nach hinten, sie wird bei der Bewegung scheinbar nachgeschleppt. Ein relativ großer Zellkern liegt nahe dem Vorder- (Mund-) Ende, eine pulsierende Vakuole (*v*) nahe dem Hinterende. Das Plasma enthält keine Einschlüsse, welche auch nur als Reste von Chromatophoren aufgefaßt werden könnten.

Wird auch während der Schwimmbewegung die Körperform im wesentlichen beibehalten, so vollziehen sich doch, besonders am Hinterende der Dimorpha, mancherlei Umrißänderungen; diese sind indes geringfügig im Vergleich zu den Modifikationen der Gestalt, welche eintreten, wenn der Organismus festes Substrat berührt. Das Ganze gleicht nun mehr einer kriechenden Amöbe mit zahlreichen Pseudopodien (Fig. 1, *2*, *3*). Die Geißeln bleiben erhalten, wenn sie auch häufig schwer nachweisbar sind; die eine von ihnen ist meist gerade gestreckt, die andere aufgerollt.

Die Ernährung geschieht wie bei Amöben durch Aufnahme und Verdauung fester Substanzen (Fig. 1, *4*). Keine Körperstelle aber ist in dieser Richtung bevorzugt, die Substanzen können überall eintreten.

Soll die Vermehrung durch Teilung beginnen, so wird zunächst eine Verbreiterung des Körpers bemerkbar, bald tritt ein neues Geißelpaar neben dem alten auf und nun wird die Zelle der Länge nach zerschnürt. Das ist bei Dimorpha nicht übermäßig deutlich (Fig. 1, *5*), bei anderen Formen aber (Fig. 1, *7*; 1, *8*) ist die Längsspaltung eine ungemein scharfe. Sie kann am Vorder- oder am Hinterende beginnen.

An solche einfachen Rhizomastiginen reihen sich dann Protomastiginen, wie Oikomonas u. a., an (Fig. 1, *6*). Der Bau dieser Organismen ist ebenfalls nicht kompliziert; die Vakuole, der Kern, die amöboiden, sowie die Schwimmbewegungen kehren wieder; letztere werden aber nur mit Hilfe einer einzigen, vorwärts gerichteten Geißel ausgeführt. Ein Unterschied jedoch von der früheren Form ist durch die Ausbildung eines sog. Periplasten gegeben, das ist eine dünne oder derbe Membran, welche nicht aus Zellulose, sondern aus Eiweißsubstanzen besteht; sie hindert weder die Aufnahme von Nahrung noch die amöboiden Bewegungen. Ob der Periplast aus lebendem Plasma zusammengesetzt sei, ist nicht sicher, bekannt dagegen ist, daß er zahlreichen Flagellaten zukommt. Die Nahrungsaufnahme findet bei Oikomonas an einer bestimmten Stelle des Vorderendes statt (Fig. 1, *6*), und insofern können diese und ähnliche Protozoen kaum als direkte Vorläufer von Algen bezeichnet werden.

Trotzdem haben Rhizo- und Protomastiginen nebst ihren unmittelbaren Verwandten phylogenetisch eine große Bedeutung. Die Frage, ob von ihnen aus eine Brücke zu den Sarcodinen, Radiolarien, Myxomyceten usw. hinüber zu schlagen sei, kann hier unter Hinweis auf Klebs, Rosen u. a. unerörtert bleiben, dagegen muß gemeinsam mit zahlreichen Autoren scharf betont werden, daß zu den oben besprochenen Gruppen farbige Flagellaten in sehr naher verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Es sind das in erster Linie die Chrysomonadinen, die Chloramöben und event. auch die Polyblepharideen. Namentlich die einfachsten derselben unterscheiden sich von Rhizomastiginen usw. fast nur durch den Besitz von Chromatophoren.

Literatur

unter Chrysomonadinen.

I. Chrysomonadineae.

Die Vertreter dieser Gruppe sind im Besitz einer oder mehrerer plattenförmiger Chromatophoren (Fig. 2). Letztere besitzen niemals Pyrenoide. Ihre goldgelbe Färbung wird nach GAIDUKOV bedingt durch das Phycochrysin, einen wasserlöslichen gelben Farbstoff, der das Chlorophyll verdeckt, im übrigen von Diatomin, Phycophaein usw. verschieden ist. LOHMANN erwähnt Formen, die fast rein grün sind. Der Zellkern der Chrysomonaden ist unschwer in der Mitte der Zelle nachzuweisen.

Meistens am Vorderende (Fig. 2) liegen mehrere pulsierende Vakuolen, daneben auch relativ unbewegliche Hohlräume ähnlicher Art, welche ebenfalls Zellsaft führen, zudem (gelegentlich) feste Nahrung aufnehmen können usw.

Als Assimilationsprodukt oder Reservesubstanz tritt die von KLEBS als Leukosin bezeichnete Masse auf. Bald liegen mehrere stark lichtbrechende, weiße Kügelchen desselben im Plasma verteilt, bald fließen diese zu einem größeren Körper von gleicher Beschaffenheit am Hinterende der Zellen zusammen (Fig. 2 u. 6; *l*).

Die mikrochemischen Reaktionen gewähren noch keinen Aufschluß über die Natur des Leukosins. Leider verschwindet dasselbe ungemein leicht fast in allen Fixierungs- und Lösungsmitteln, mit Jod zeigt es keinerlei Reaktion.

Neben Leukosin beobachtete HANS MEYER in gewissen Fällen fettes Öl.

Dieser Autor untersuchte auch die Ernährungsverhältnisse verschiedener Chrysomonaden und fand, in teilweiser Übereinstimmung mit älteren Forschern, daß wohl kein Vertreter dieser Gruppe ohne eine normale CO_2-Assimilation auskommen kann, daß daneben aber manche Formen zur Aufnahme und Verdauung fester Nahrung nach Amöbenart befähigt sind. Das gilt besonders von den niedersten Vertretern der Gruppe, welche keine feste Wand haben, z. B. Chrysamoeba radians (s. a. SCHERFFEL), Chromulina-Arten, Ochromonas usw.

Die ganze Zelle ist meist von einem Periplasten nach außen abgegrenzt, welcher nicht selten Streifungen usw. zeigt — darauf gehe ich nicht ein. Außerdem kommen noch Hüllen von mancherlei Struktur und Form um die Zellen vor, deren chemische Beschaffenheit nicht immer genügend festgestellt ist. Bei Dinobryon geben die noch zu erwähnenden Becher prompt die Zellulosereaktion. Sicher bekannt ist bisher nur eine vegetative Vermehrung, Sexualität scheint zu fehlen.

Mit SENN teilen wir die Chrysomonadinen nach Zahl und Form der Geißeln in 3 Gruppen und unterscheiden:

1. **Chromulinaceae** mit einer,
2. **Hymenomonadaceae** mit zwei gleichen,
3. **Ochromonadaceae** mit zwei ungleichen Geißeln.

Eine solche Einteilung nach der Zahl der Wimpern erinnert ja etwas an LINNÉ's Staubfadensystem, und deshalb ist sie auch mehrfach beanstandet worden, allein die Sache ist übersichtlich, und zudem haben wir, wie mir scheint, momentan kaum ein besseres Prinzip, nach dem man die Dinge ordnen könnte. Die Membran-, Schalen- und Koloniebildung, die für solche Zwecke häufig in Anspruch genommen wird, scheint mir in nicht wenigen Fällen etwas durchaus Sekundäres zu sein, werden doch Pandorina und Syncrypta (Fig. 8) noch nicht deswegen miteinander verwandt, weil sie kugelige Aggregate bilden.

1. Chromulinaceae.

Eine der einfachsten Formen dürfte Chrysamoeba radians Klebs sein. Diese bildet im frei beweglichen Zustande eiförmige Körper mit einer Geißel am Vorderende und mit zwei meist symmetrisch gelagerten Plattenchromatophoren (Fig. 2, *1*). Daneben kommen genau wie bei Dimorpha usw. amöboide Stadien mit oft recht langen Pseudopodien vor (Fig. 2, *2*).

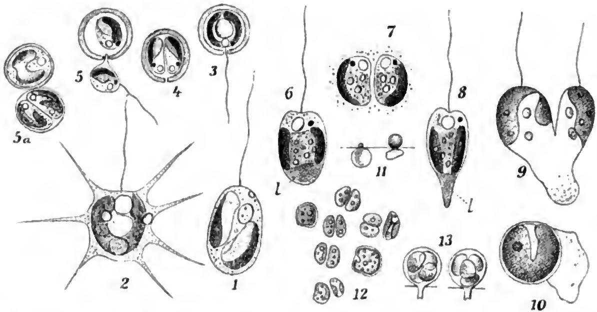


Fig. 2. *1, 2 Chrysamoeba radians* n. KLEBS. *3—5 Chrysococcus rufescens* n. KLEBS. *6—8 Chromulina ovalis* n. KLEBS. *9, 10 Chrom. Woroniniana* n. FISCH. *11—13 Chrom. Rosanoffii* n. WORONIN. *l* Leukosin.

Die Teilung wurde im amöboiden Zustande beobachtet, sie erfolgt in der für Dimorpha beschriebenen Weise. Nach SCHERFFEL's noch zu bestätigenden Angaben würden manche Tochterzellen der Geißel entbehren, ja einige von ihnen sollen kein Chromatophor erhalten.

Amöben und Schwärmer können sich abrunden und sich unter Verlust der Cilien mit Membran umgeben, so entstehen mehr oder weniger dickwandige Akineten, welche im gegebenen Moment nach einmaliger Teilung zwei Schwärmer entlassen.

Chromulina. An Chrysamoeba als eine sehr niedrig stehende, wenn nicht überhaupt die niedrigste Form, schließen wir leicht die zahlreichen Chromulina-Arten an (Fig. 2): rundliche, eiförmige usw. Zellen mit einer Wimper, welche zwar einer vollkommen amöboiden Bewegung entbehren, immerhin aber

Veränderungen der Körperform vornehmen können. Speziell ist das Hinterende zu mannigfacher Umgestaltung, event. auch zur Nahrungsaufnahme befähigt. Bei vielen (Fig. 2, *6*), aber nicht bei allen Chromulinen wird ein roter Augenfleck wahrgenommen.

Die Vermehrung erfolgt bei Chromulina ovalis Klebs in der Ruhe. Die Zellen umgeben sich (Fig. 2, *7*) nach Abwerfen der Geißel mit Gallerte und teilen sich dann der Länge nach. Die Teilungen können sich mehrfach wiederholen, ja es können ganze palmellaähnliche Haufen entstehen; schließlich aber verlassen die Zellen wieder die Gallerte und beginnen unter Neubildung der Geißel von neuem die Bewegung.

Weiteres ist von Chr. ovalis Kl. nicht bekannt. Chromulina Woroniniana dagegen ist nach Fisch befähigt, sich in der Bewegung zu teilen; nach Verdoppelung der Cilie erfolgt eine Einschnürung der Länge nach und zwar von vorn her beginnend (Fig. 2, *9*). Diese Chromulina aber hat eine ganz besondere Lebensweise. Die beweglichen Zellen kommen nach relativ kurzer Zeit nahe an die Wasseroberfläche und wachsen bei völlig ruhigem Wasser gleichsam durch diese hindurch, indem zuerst ein kleiner Knopf (Fig. 2, *11*) hervortritt, welcher sich dann in dem Maße vergrößert, als der unten befindliche Rest der Zelle eingezogen wird. Schließlich liegen zahlreiche Zellen der Chromulina wie ein Staub auf dem Wasser, sie werden durch ausgeschiedene Gallertmassen verbunden und vermögen auch hier in der Ruhe noch sich zu teilen. Die fraglichen Zellen sind nicht ohne weiteres benetzbar, geschieht das aber doch schließlich durch Bewegung des Wassers, durch Regen usw., so schlüpft ihr Inhalt als begeißelte Zelle aus der Hülle aus.

Herabsetzung der Temperatur läßt die Chromulinazellen die tieferen Regionen der Tümpel, der Kulturschalen usw. aufsuchen, sie verbergen sich häufig in leeren Zellen, besonders gern in denen von Sphagnum, in welche sie durch die Öffnungen einschlüpfen; lebende Zellen befallen sie nicht. Jetzt entwickeln sich Dauerzellen (Akineten), indem der wesentliche Teil der beweglichen Zelle von einer derben Membran umgeben wird, während ein Rest farblosen Plasmas außerhalb derselben verbleibt (Fig. 2, *10*). Aus den Dauerzellen gehen bei wärmerem Wetter wiederum Schwärmer hervor. (Vgl. auch Chr. nebulosa u. a. bei Cienkowski u. Iwanoff.)

Die von Woronin entdeckte Chromulina (Chromophyton) Rosanoffii (Wor.) Bütschli, lebt der Chr. Woroniniana völlig ähnlich, nur sind es hier die Dauerzellen, welche auf der Wasseroberfläche entstehen. Man erkennt das leicht an dem diesen Organen eigenen Anhängsel (Fig. 2, *13*) und an der Bildung mehrerer Schwärmer aus ihnen (Fig. 2, *13*). Umgekehrt finden sich dann bei Chr. Rosanoffii unbewegliche Zellen (Fig. 2, *12*), die sich mehrfach palmelloid teilen, in den Zellen von Moosen usw., um dort zu überwintern und später wieder auszuschlüpfen. — Die eigenartige Differenz zwischen beiden Arten bedarf wohl noch der Aufklärung.

Wille's Angabe, daß die beschriebenen Körperchen Palmellastadien von Chrysopyxis und Sertularia seien, wird von den meisten anderen Autoren bestritten.

Bemerkt sei noch, daß die auf dem Wasser schwimmenden Chromulinazellen einen eigenartigen Goldglanz aufweisen. Derselbe erklärt sich nach Molisch in ähnlicher Weise aus Reflexen in der Zelle wie das Leuchten von Schistostega.

Von besonderem Interesse ist nun weiterhin Lauterborn's Chromulina mucicola. Hier sind die Zellen in eine leicht zerfließende Gallerte eingebettet, in welcher sie sich auch langsam hin- und herbewegen. Das

Ganze bildet „mehrere Zentimeter lange Gallertlager von bräunlicher Farbe, welche, an untergetauchten Wasserpflanzen befestigt, frei im Wasser flottieren".

Hydrurus. Die genannte Form, zu welcher sich auch die von Cienkowski und von Iwanoff beschriebene Chr. nebulosa gesellt, dürfte dann den Übergang zu dem allbekannten Hydrurus vermitteln, der so lange als echte Alge figurierte, sich hier aber ganz hübsch anreiht. Irrelevant ist es dabei, ob man die Gattung in eine besondere Familie bringt oder sie hier direkt den Chromulinaceen anschließt.

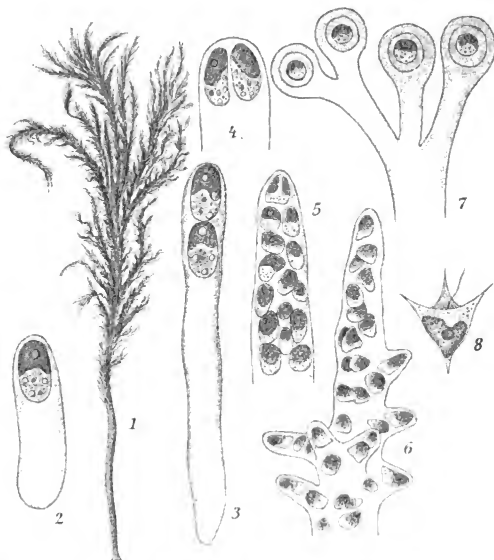


Fig. 3. *Hydrurus*. *1* Ganzes Pflänzchen n. Rostafinski. *2—4* Keimpflanzen n. Klebs. *5* Scheitel einer älteren Pflanze n. Klebs. *6* Verzweigung n. Berthold. *7* Dauerzellen n. Klebs. *8* Schwärmer n. Klebs.

Hydrurus, zuerst von Rostafinski, dann von Lagerheim, Berthold, Klebs u. a. untersucht, bildet in rasch fließenden Gewässern jene eigenartigen „Schwänzchen", wie sie Fig. 3, *1* wiedergibt. Der Organismus ist an kaltes Wasser gewöhnt, deshalb tritt er in wärmeren Gegenden nur im Winter und ersten Frühling auf, in kälteren oder hoch gelegenen Regionen aber auch im Sommer — häufig ist er an Schneeschmelzwasser gebunden.

Der „Thallus“ wird durch zahlreiche gelbe Zellen gebildet, welche in eine oft fast knorpelige, kompakte Gallertmasse eingebettet liegen (Fig. 3, *6*). Die Gallerte läßt bisweilen, besonders in der Mitte, eine längsfädige Struktur erkennen. Die Zellen liegen an der Peripherie dicht, in der Mitte des Ganzen loser beisammen. Sie sind von keiner besonderen Zellwand umgeben und so orientiert, daß das gelbe Hinterende nach aufwärts gekehrt ist (Fig. 3). Im hellen, abwärts gerichteten Vorderende liegen außer den kontraktilen Vakuolen Körner, welche mit Leukosin nicht sicher zu identifizieren sind.

Die „Sprosse“, besser wohl die Kolonien, endigen mit einer einzigen Zelle, die einer Scheitelzelle analog fungiert. In ihr vollziehen sich nach echter Flagellaten Art Längsteilungen (Fig. 3, *4*, *5*); nach Beendigung derselben wird eine der beiden Schwesterzellen abwärts geschoben (Fig. 3, *6*) und trägt zum Aufbau der Kolonie durch weitere Teilungen bei, während die andere Schwester als Scheitelzelle weiter wirkt.

Die Äste entstehen (Fig. 3, *6*) durch seitliches Hervortreten einer Zelle, die zur Scheitelzelle wird und sich dann nach der eben gegebenen Regel weiter teilt. Im allgemeinen wird eine akropetale Folge eingehalten.

Zwecks Vermehrung teilen sich (Klebs) die Zellen der Kolonie der Länge nach und dann schlüpft jede Hälfte aus der etwas gequollenen Gallerte aus. Anfangs rundlich, werden die Schwärmzellen bald tetraëdrisch (Fig. 3, *8*). Sie besitzen eine Geißel und führen das Chromatophor am spitzen Hinterende. Die Schwärmer setzen sich unter Ausscheidung von Gallerte mit dem cilientragenden Ende fest und entwickeln dann einen Gallertzylinder (Fig. 3, *2*), in welchem die farbige Zelle das Oberende einnimmt. Indem letztere sich der Länge nach teilt (Fig. 3, *4*) und dann eines der Teilungsprodukte abwärts schiebt (Fig. 3, *3*), beginnt das Wachstum der neuen Kolonie nach dem oben gegebenen Schema.

Schon hier mag darauf hingewiesen sein, daß ähnliche Wachstumsmodalitäten mutatis mutandis bei grünen Flagellaten wiederkehren.

Hydrurus vermag mit Hilfe von Ruhezellen zu übersommern und sonstige ungünstige Situationen zu überstehen. Erstere entstehen dadurch, daß einzelne Zellen der Äste vermöge reichlicher Gallertbildungen auf Stielen herausgehoben werden (Fig. 3, 7). Sie erhalten später eine eigene Gallerthülle und dazu eine feste Membran, welche verkieselt ist. Die Struktur der letzteren ist ziemlich kompliziert — ich verweise auf die Angaben von Klebs.

Über die Keimung der Ruhezellen finde ich keine Angaben.

Ziemlich wahrscheinlich ist es, daß aus den Schwärmern auch palmellaartige Zustände hervorgehen können, welche nach Klebs mit Hilfe derber Membranen ungünstige Zeiten überdauern können. Diese Stadien repräsentieren vielleicht Hansgirg's neue Gattung Phaeodermatium.

Solchen koloniebildenden Chromulinaceen stehen andere gegenüber, welche zur Bildung einer Hülle um ihre beweglichen Einzelzellen befähigt sind. Hierher gehört als eine der einfachsten Formen Chrysococcus Klebs (Fig. 2, *3*—*5*). Die kugelige Schale, welche mit Eiseneinlagerungen versehen, im übrigen ihrer Zusammensetzung nach unbekannt ist, hat eine ziemlich weite Öffnung, aus welcher die Geißel hervorschaut, auch die Tochterzellen treten aus dieser nach erfolgter Längsteilung hervor. *Chrysococcus.*

Außer Microglena, Chrysopyxis (Iwanoff) u. a. mit weicher Schale schließen sich weiterhin hier die Coccolithophoridae an, welche Lohmann neuerdings sauber untersuchte. Sie finden sich ziemlich reichlich im Plankton verschiedener Meere und bilden sehr mannigfach und bunt

gestaltete Schalen, die aus Kalk bestehen und im einzelnen nicht beschrieben werden sollen. Nach dem Absterben der Organismen sinken die Gehäuse auf den Meeresboden und werden hier sowohl als auch in zahlreichen sedimentären Gesteinen nachgewiesen. Bemerkt sei noch, daß LOHMANN auch zweigeißelige Formen der genannten Familie zuzählt, wie er überhaupt die Einteilung nach der Zahl der Cilien verwirft.

Chrysosphaerella. Der Schalenbau kann schon bei den Coccolithophoridae recht verwickelt sein, noch bunter aber wird die Sache bei LAUTERBORN's Chrysosphaerella

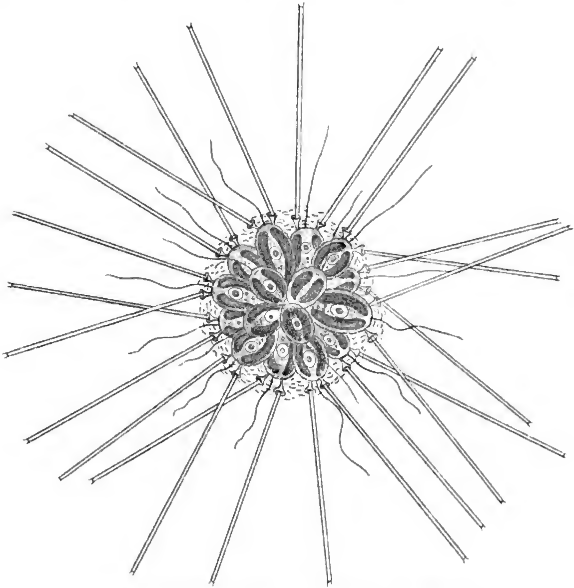


Fig. 4. *Chrysosphaerella longispina* Lauterb. n. LAUTERBORN.

(Fig. 4). Hier vereinigt sich eine Anzahl radiär gestellter Zellen, die an jedem Chromatophor einen Augenfleck führen, zu einem volvoxähnlichen Körper (Fig. 4). Jede Einzelzelle ist von einer aus Plättchen zusammengesetzten Hüllmembran umgeben und trägt außerdem am Vorderende neben der Geißel zwei lange hohle Kieselnadeln, die an ihrer Basis von einem becherförmigen Körper gestützt werden. Dazu kommt noch ein Mantel von kommaförmig gebogenen Kieselstäbchen um die ganze Kolonie. Die Stäbchen dürften durch eine Gallertmasse zusammengehalten werden. Im Kapitel über Plankton kommen wir auf diese Form zurück.

2. Hymenomonadaceae.

Eine der einfachsten Formen dieser Abteilung ist Wysotzkia. Die Fig. 5, *1* bedarf keiner Erläuterung; die zwei gleichlangen Cilien springen sofort in die Augen, der Aufbau der Zellen ist der bereits oben geschilderte.

Hymenomonas roseola und andere, im wesentlichen der vorigen Art gleichgestaltet (Fig. 5, *2*—*5*), besitzen eine weiche Umhüllung, welche auch an der Teilung der Zelle partizipiert, indem sie sich gleichzeitig mit ihr einschnürt (Fig. 5, *4*, *5*). Der Plasmaleib aber bewahrt eine relativ weitgehende Beweglichkeit innerhalb der Hülle, deshalb darf man diese nicht ohne weiteres mit einer Zellwand auf gleiche Stufe stellen.

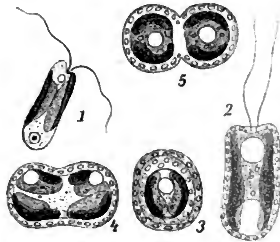


Fig. 5. *1 Wysotzkia biciliata* Senn n. Senn (Wysotzki). *2—5 Hymenomonas roseola* Stein n. Klebs.

Festsitzende Formen mit gestielter Hülle wie Stylochrysalis und Derepyxis erwähnen wir nur, um dann noch auf Pandorina-ähnliche Gattungen wie Synura Uvella Ehrbg. und Syncrypta Volvox Ehrbg. hinzuweisen (Fig. 6, *1*). Doch ist die Ähnlichkeit mit Volvocinen nur äußerlich, ein organischer Zusammenhang der einzelnen Zellen, wie bei dieser letzteren Gruppe, existiert nicht, sondern nur eine Vereinigung durch Schleimmassen oder durch andere Mittel. Auch die Entwickelung dieser Kugeln ist eine ganz andere als die von Volvox.

Mit Synura scheint die farblose Sycamina nigrescens nach Van Tieghem verwandt zu sein.

3. Ochromonadaceae.

Die Zellen der Ochromonaden weichen von den übrigen Chrysomonaden höchstens durch den oft warzigen Periplasten ab. Sie teilen sich wie Chromulina-Arten in der Ruhe und in der Bewegung und unterscheiden sich von diesen wesentlich nur durch die differente Länge der beiden Geißeln.

Neben anderen Gattungen beherbergt diese Familie das eigenartige Dinobryon Ehrbg. (Fig. 6, *2*), das Lemmermann und Brunnthaler neuerdings systematisch bearbeiteten. Jede junge Zelle sitzt in einer offenen becherförmigen Hülle (Fig. 6, *2*) mit einer stielartigen Verlängerung fest. Nach vollendeter Längsteilung schlüpfen beide oder nur eine der Schwesterzellen aus dem Becher heraus, doch bleiben sie am oberen Rande desselben hängen (Fig. 6, *3*, *4*) und bilden einen neuen Becher. Dieser Prozeß kann sich mehrfach wiederholen, so daß nun ganze Kolonien (Fig. 6, *5*) entstehen, die bei Dinobryon ganz frei schwimmen (im Plankton), bei Hyalobryon aber festsitzen.

Auch hier sind Dauerzellen beobachtet, welche eine verkieselte Membran aufweisen.

Dinobryon u. a. erinnern offenbar an Chlorodendron (s. unten), doch sind die Zellen hier anders orientiert; während dort die Cilien nach abwärts gerichtet sind, schauen sie hier aufwärts.

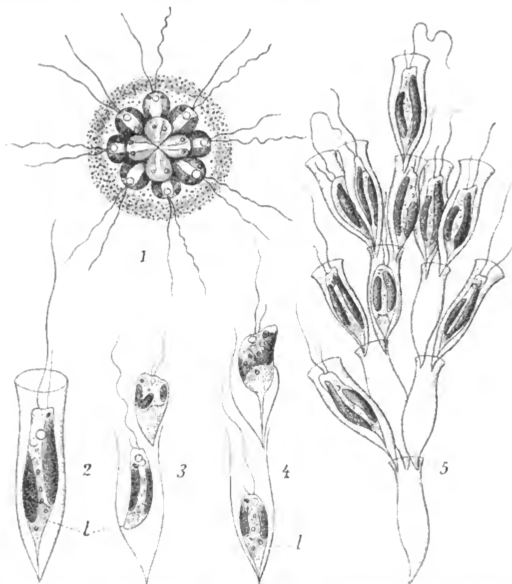


Fig. 6. *1 Syncrypta Volvox* Ehrbg. n. Stein. *2 Dinobryon Sertularia* Ehrbg. n. Klebs u. Senn. *l* Leukosin.

Als volvoxähnliche Form sei aus dieser Gruppe Uroglena Volvox erwähnt, deren Zellen sich nach Iwanoff durch zwei Augenflecke auszeichnen.

Anhang zu den Chrysomonadinen.

Mehr oder weniger enge Beziehungen zu den vorstehend behandelten Familien haben die Gattungen Phaeocystis, Naegeliella, Phaeococcus, Entodesmis und Phaeothamnion. Sie sind untereinander zu wenig ähnlich, um in eine Familie vereinigt zu werden, und wenn man auch mit Senn die beiden ersten Gattungen den Chrysomonadinen einreihen mag, vertragen das doch die übrigen kaum. So ziehe ich es denn vor, alle genannten Formen anhangsweise in loser Ordnung zu behandeln.

Wirklich vollkommen untersucht ist keine einzige derselben, ja, deren Kenntnis zeigt mannigfache Lücken. Wenn ich sie trotzdem behandle, so geschieht das, weil manche von ihnen als Vorläufer der Ectocarpeen angesprochen sind (vgl. den allgemeinen Teil). Mir persönlich scheint das etwas verfrüht zu sein, doch ist nicht ausgeschlossen, daß gründliche Durcharbeitung Tatsachen ans Licht fördert, welche jene Auffassung beweisen.

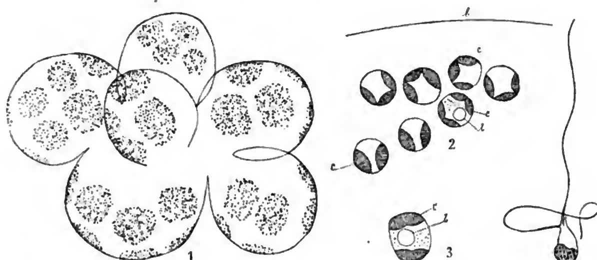


Fig. 7. *Phaeocystis Poucheti* Lag. (Kopie SENN.) *1* Gelappte Kolonie n. LAGERHEIM. *2*, *3* Einzelne Zellen n. LAGERHEIM. *4* Schwärmer n. POUCHET. *c* Chromatophoren. *l* Leukosin.

Phaeocystis Poucheti bildet nach LAGERHEIM stark gelappte Blasen (Fig. 7, *1*), welche im Innern Flüssigkeit, an der Peripherie mäßig dicke Gallerte führen. Dieser Gallerte sind braungelbe Zellen häufig in Gruppen eingelagert. Die Zellen besitzen keine besondere Wand, sie führen meist 4 Chromatophoren (Fig. 7, *2*), Leukosin usw. Die Vermehrung erfolgt durch Loslösen ganzer Lappen von der Gallertmasse, oder aber dadurch, daß die ruhenden Zellen in zwei Teile zerfallen, deren jeder dann mit zwei gleich langen Wimpern versehen ausschlüpft, um einer neuen Kolonie den Ursprung zu geben. Die Wimpern sitzen dem Vorderende des Schwärmers nahe an dessen Spitze auf. Sie sind etwas verschieden gerichtet (Fig. 7, *4*). *Phaeocystis.*

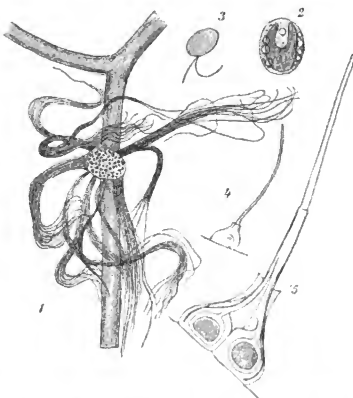


Fig. 8. *Naegeliella flagellifera* Corr. n. CORRENS. (Kopie SENN.) *1* Kolonie auf Cladophora. *2* Einzelzelle. *3* Schwärmer. *4*, *5* Ein- resp. mehrzellige Kolonie von der Seite.

Phaeocystis Poucheti beherrscht zeitweilig das Plankton besonders der nordischen Meere, Phaeocystis globosa Scherffel kommt im Frühjahr

sehr reichlich um Helgoland vor. Ob diese Art aber direkt zur Gattung Phaeocystis zu zählen sei, darf man wohl mit SENN bezweifeln. Die Gallertkolonien sind kugelig, die Vermehrung erfolgt auch durch Schwärmer, welche in größerer Zahl in einer Zelle gebildet werden dürften. Aber der Bau der Schwärmer weicht von demjenigen der Ph. Poucheti ab, die Chromatophoren sitzen ganz am Vorderende, die Geißeln sind in einer Einbuchtung inseriert, und zudem gibt SCHERFFEL neben zwei langen eine kleine Nebengeißel an. Weitere Untersuchungen müssen Klarheit schaffen.

Naegeliella. Naegeliella flagellifera Correns findet sich auf Süßwasser-Cladophoren festgeheftet. Sie bildet ein- oder wenigschichtige Scheiben oder Polster (Fig. 8, *1*), die mit dicker Gallerte bedeckt sind. Die Zellen selbst haben ein gelapptes und gebogenes Chromatophor (Fig. 8, *2*), welches nach CORRENS Diatomin enthält. Sie führen Öl als Reservesubstanz und weichen zweifellos dadurch und vielleicht auch durch den Farbstoff von den vorher erwähnten Gattungen ab.

Jede vegetative Zelle kann als Schwärmer ausschlüpfen und einer neuen Scheibe den Ursprung geben. Die Geißeln der Schwärmer sitzen am Vorderende, sind aber ein wenig auf die Seite gerückt (Fig. 8, *3*).

Andere Fortpflanzungsmodi sind nicht bekannt.

Der Organismus besitzt noch riesige Borsten, welche zu Büscheln vereinigt sind. Dieselben bestehen nur aus Gallerte, führen kein Plasma (vgl. Tetrasporeen).

Phaeococcus. Phaeococcus Clementi, von BORZÌ studiert, bildet auf feuchter Erde, Mauern usw. gallertige Massen. Diese bestehen aus kugeligen oder länglichen Zellen, deren jede von dicker, geschichteter Gallerthülle umgeben ist (Fig. 9, *1*). Die

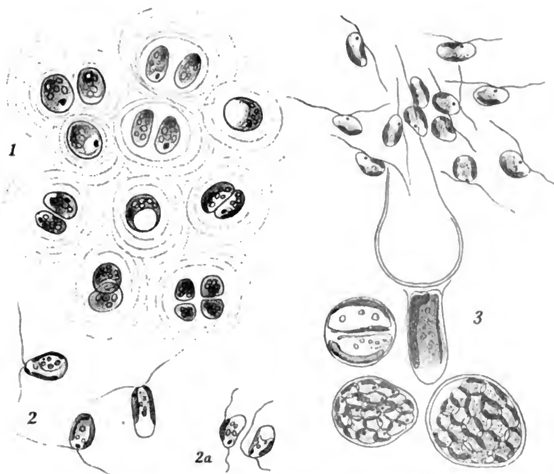


Fig. 9. *Phaeococcus Clementi* (Men.) Borzì n. BORZÌ. *1* Kolonien in Schwärmerbildung begriffen. *2* Schwärmer. *3* „Gameten"-Bildung.

Zellen vermehren sich durch Teilung nach drei Richtungen und bilden dann jeweils eine eigene Hüllmasse aus; außerdem sind sie zur Schwärmerbildung befähigt; die zu zweit oder viert in einer Mutterzelle entwickelten Zoosporen schlüpfen einfach aus der Gallerte aus, setzen sich fest und geben durch Teilung und Gallertbildung neue Kolonien.

Die Schwärmer sind eiförmig, haben den üblichen Augenfleck und zwei am Vorderende, oft in einer schwachen Einsenkung, inserierte Geißeln. Letztere sind nicht ganz gleich und auch nicht immer gleich gerichtet (Fig. 9, *2*).

Neben dieser Fortpflanzung gibt Borzì eine sexuelle an. Die kugeligen Zellen vergrößern sich erheblich und teilen sich auch oft derart, daß 2—3zellige fadenartige Körper entstehen. Die vergrößerten Zellen bilden dann zahlreiche Schwärmer mit etwas seitlich inserierten Geißeln (Fig. 9, *3*), welche sich nach dem Austritt aus der Mutterzelle paarweise vereinigen. Sie sind danach Gameten und die aus ihnen gebildeten Zygoten keimen nach Borzì alsbald.

Soviel ich sehe, hatte unser Autor keine Reinkulturen vor sich und so ist kaum sicher erwiesen, daß die Gameten bildenden Kugeln demselben Organismus zugehören wie die Zoosporen bildenden.

Borzì's Entodesmis dürfte sich hier anschließen.

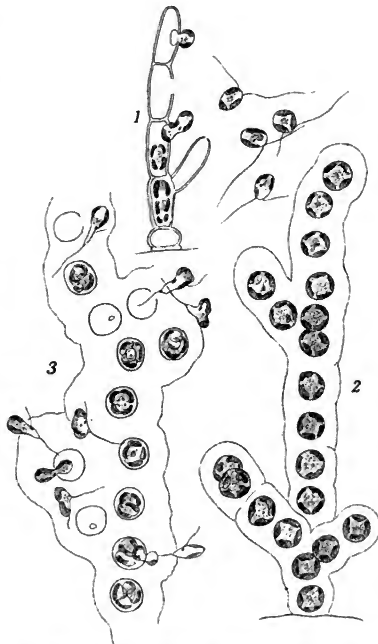


Fig. 10. *Phaeothamnion confervicolum* Lagerh. u. Borzì. *1* Kleine Pflanze, Zoosporen bildend. *2* Pflänzchen nach Abrundung der Zellen. *3* Bildung von „Gameten".

Phaeothamnion.

Phaeothamnion Lagerh. bildet nach Lagerheim und Borzì auf Cladophoren des Süßwassers mäßig verzweigte Büschlein (Fig. 10, *1*). Die Zellen enthalten im allgemeinen ein Plattenchromatophor, das nach Lagerheim Phycoxanthin enthält, doch ist diese Angabe kaum ganz sicher.

Schwärmer (Zoosporen) entstehen einzeln oder zu zweit in beliebigen Zellen, sie treten durch eine seitliche Öffnung (Fig. 10, *1*) aus und sind nach Lagerheim

zeitweilig von einer Blase eingeschlossen. LAGERHEIM schreibt ihnen zwei gleichlange Geißeln zu, BORZÌ aber findet, daß diese Organe etwas ungleich und auch verschieden gerichtet sind. BORZÌ fand einen Augenfleck, LAGERHEIM nicht. Beide geben ein Chromatophor an, wenigstens in den meisten Fällen.

Die das Fadensystem aufbauenden zylindrischen Zellen können sich unter Verquellung der Membranen abrunden, sich auch in diesem Stadium (Fig. 10, *2*) wohl noch weiter teilen, und dann geben sie nach BORZÌ je 2—4 Schwärmern den Ursprung (Fig. 10, *3*), welche meist etwas kleiner sind, als die zuvor erwähnten. BORZÌ schildert die paarweise Vereinigung dieser Schwärmer. Man hätte es danach mit Gameten zu tun und nach BORZÌ würden die aus letzteren gebildeten Zygoten direkt keimen. Nach Betrachtung der BORZÌ'schen Bilder kann ich bezüglich der letzten Angaben gewisse Zweifel nicht unterdrücken und empfehle Nachprüfung.

Auf Gloeothamnion Cienkowski und Pulvinaria Reinhard weise ich nur hin, sie gehören wohl hierher, sind aber nicht genau genug untersucht.

Ich denke, unser Bericht rechtfertigt die Trennung der letztbesprochenen Gattungen von den Chrysomonadinen. Ob man sie Algen oder Flagellaten nennen solle, scheint mir vor der Hand gleichgiltig. Wir werden später sehen, daß eine scharfe Scheidung doch nicht möglich ist.

Literatur.

BERTHOLD, G., Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova Acta 1878. **40.** p. 167.
BORZÌ, A., Intorno allo sviluppo sessuale di alcune Feoficee inferiori. Atti del congresso bot. Internat. Genova 1892. p. 463.
BRUNNTHALER, J., Die koloniebildenden Dinobryonarten. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien 1902. **51.** p. 293—306.
BÜTSCHLI, Protozoa. II. Mastigophora. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1889. **1.**
CIENKOVSKI, Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Schulzes Arch. f. mikr. Anatomie 1870. **6.** p. 421.
CORRENS, C., Über eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella flagellifera nov. gen. et spec. Ber. d. d. bot. Ges 1892. **10.** p. 629.
FISCH, C., Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1885. **42.** p. 47.
GAIDUKOV, N., Über das Chrysochrom. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 331.
HANSGIRG, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. Prag 1886.
IWANOFF, L., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chrysomonadinen. Bull. Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg 1899. Sér. **11.** p. 247.
KLEBS, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. **1.** p. 233.
—— Flagellatenstudien. Jahrb. f. wiss. Zool. 1892. **55.** p. 265.
LAGERHEIM, G. DE, Über Phaeothamnion, eine neue Gattung unter den Süßwasseralgen. K. Svensk. Vet. Akad. Bih. 1884. **9.**
—— Über Phaeocystis Poucheti (Har.) Lagerh., eine Planktonflagellate. Öfvers. af Kgl. Vetenskaps Akad. Förhandlinger 1896. Nr. 4. Stockholm.
—— Zur Entwickelungsgeschichte von Hydrurus. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 73.
LAUTERBORN, R., Diagnosen neuer Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. Zool. Anzeiger 1896. **19.** p. 14.
—— Zwei neue Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. Zool. Anzeiger 1898. **21.** p. 145.
—— Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899. **65.** p. 369.
LEMMERMANN, E., Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 500—524.
LOHMANN, H., Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten. Archiv f. Protistenkunde 1902. **1.** p. 89.
—— Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel 1902. N. F. **7.**

MEYER, H., Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue suisse de zoologie 1897. **5.** p. 43.
MOLISCH, HANS, Über den Goldglanz von Chromophyton Rosanoffii Wor. Sitz.-Ber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien 1901. Math.-nw. Kl. **110.** I.
ROSEN, F., Studien über das natürliche System der Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1901. **8.**
ROSTAFINSKI, J., Hydrurus et ses affinités. Ann. des sc. nat. bot. 1882. 6. sér. **14.** p. 1.
SCHERFFEL, A., Phaeocystis globosa n. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **4.**
—— Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Zeitg. 1901. **59.** p. 143.
SENN, G., Flagellaten in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzen-Familien. **1.** Abt. 1ª.
STEIN, Dr. F. v., Der Organismus der Infusionstiere usw. III. Flagellaten. Leipzig. 1878.
TIEGHEM, VAN, Sycamina nigrescens, eine Volvocinee ohne Chlorophyll. Bull. soc. bot. de France 1880. **27.** p. 200.
WILLE, N., Über Chromulina-Arten als Palmellastadien bei Flagellaten. Bot. Centralbl. 1885. **23.** p. 158.
—— Chromophyton Rosanowii. Om Chromopyxis bipes Stein og Dinobryum sertularia Ehrenbg. Pringsheims Jahrb. **18.**
WORONIN, Chromophyton Rosanoffii. Bot. Zeitg. 1880.

II. Heterocontae.

Unter diesem Namen fasse ich nach dem Vorgange schwedischer Forscher einige Flagellaten und Algen zusammen, deren Schwärmer zwei Geißeln von ungleicher Länge und dazu Chromatophoren von gelblichgrüner Färbung besitzen. Die Gruppierung der einzelnen Gattungen und Familien würde sich etwa nach folgendem Schema gestalten:

Botrydium — Botrydiopsis — Bumilleria } *Botrydiaceae*

Chlorotheciaceae { Mischococcus — Chlorothecium }

Sciadium — Ophiocytium — Conferva } *Conferraceae*

Vacuolaria

Chlorosaccus — Chloramoeba } *Chloromonadaceae*

1. Chloromonadaceae.

Chloramoeba. Eine grüne Kopie der Chrysamoeba oder Ochromonas stellt die von LAGERHEIM-BOHLIN entdeckte Chloramoeba dar (Fig. 11, *1*). Dieselbe ist breit elliptisch, vorn etwas abgestutzt und mit 2 Cilien begabt, deren eine weit kürzer ist als die andere — genau wie bei Dinobryon usw. — Die Zelle ist vollkommen nackt und zu amöboider Bewegung befähigt, wenn auch selten lange schmale Pseudopodien zum Vorschein kommen. In der Mitte liegt ein Zellkern (*k*), unter der Ansatzstelle der Cilien beobachten wir eine kontraktile Vakuole (*v*), gelegentlich treten auch andere, mit unbeweglichen Wänden auf. Die 2—6 Chromatophoren sind linsenförmig, sie haben eine gelbgrüne Farbe, welche nach BOHLIN auf reichlicher Anwesenheit von Xanthophyll beruht, sie geben mit Salzsäure eine bläuliche Farbennuance. Assimilationsprodukt ist ein Öl, welches in zahlreichen Tropfen auftritt.

Die Chloramoeba vermag auch im farblosen Zustande aufzutreten und in den gefärbten zurückzukehren, wenn geeignete Behandlung einsetzt; z. B. ruft 2—4%ige Dextrose- oder Lävuloselösung im Dunkeln Entfärbung hervor, verbunden mit Anhäufung von Öl (Fig. 11, *2*). Nach Analogie mit Englena (s. unten), darf man wohl annehmen, daß die Chromatophoren auch im entfärbten Zustande noch verhanden sind; positive Angaben darüber finde ich aber nicht.

Die Teilung der Chloramoeba wurde nicht beobachtet, dagegen Bildung von Dauerzellen durch Erzeugung einer derben Membran, unter Verlust der Cilien, Anhäufung von Öl usw. (Fig. 11, *3*).

Chlorosaccus fluidus Luther ist bis zum gewissen Grade ein Seitenstück zur Chromulina mucicola Lauterb. oder zu Phaeocystis. Der Organismus bildet ganz hellgrüne Kugeln, welche anderen Wasserpflanzen aufsitzen. Die Kugeln zerfließen oft schon völlig beim Herausholen aus dem Wasser, sie bestehen im Innern aus einer farblosen Flüssigkeit, außen aus zarter Gallerte, in welche grüne Zellen in ziemlich weiten Entfernungen eingebettet liegen (Fig. 11, *4*). Die Einzelzellen sind umgekehrt birnförmig, mit *Chlorosaccus.*

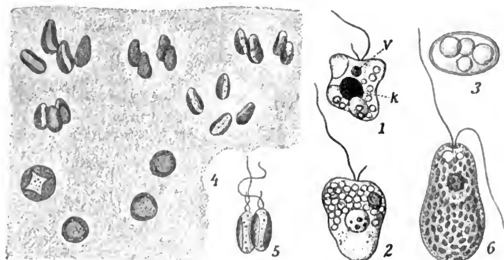


Fig. 11. *1—3 Chloramoeba heteromorpha* Bohl. n. Bohlin. *4, 5 Chlorosaccus fluidus* Luther n. Luther. *6 Vacuolaria virescens* Cienk. n. Senn.

dem spitzen Ende nach außen gekehrt (Fig. 11, *4*). Sie teilen sich (Luther) der Länge nach zweimal, so daß die jungen Zellen in Gruppen von je vier noch beisammen liegen (11, *4*). Die Einzelzellen besitzen je zwei Chromatophoren, deren gelbliche Töne wiederum durch Salzsäure in bläuliche Färbung übergehen. Kern und Vakuolen wie bei Chloramoeba. Die Gallerte besteht wohl aus Pektinstoffen.

Zwecks Vermehrung werden Schwärmer gebildet, und zwar teilt sich jede ruhende Zelle zweimal der Länge nach, die Tochterzellen erhalten dann Geißeln und schlüpfen ohne Schwierigkeit aus der Gallerte aus. Die Geißeln sind (Fig. 11, *5*) verschieden lang; so lange die Schwärmer in der Gallerte liegen, zeigen beide Cilien nach vorn, in fixierten Präparaten aber weist die kürzere meist seitwärts oder rückwärts.

Die Schwärmer kommen zur Ruhe und liefern neue Gallertkolonien.

Ölhaltige Dauerzellen werden wie bei Chloramoeba gebildet.

Somit herrscht in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit der letztgenannten Gattung, und der Umstand, daß Chlorosaccus den größten Teil seines Lebens unbeweglich zubringt, läßt zwar einen Fortschritt in der Entwickelung erkennen, ist aber kein Grund, für ihn eine besondere Familie zu gründen.

Den Chloromonadinen ist auch mehrfach, z. B. von Senn, die Vacuolaria virescens Cienk. eingereiht worden, doch schreibt mir dieser Autor, daß ihm neuerdings Zweifel über die Zweckmäßigkeit dieser Verbindung erwachsen seien. *Vacuolaria*

Immerhin dürfte der von Cienkowski, Bütschli, Klebs, Senn beschriebene Flagellat jener Gruppe nicht sehr fern stehen.

Der Körper ist lang ei- oder birnförmig, er trägt am Vorderende eine kleine Vertiefung; aus dem Grunde derselben entspringen die beiden Geißeln, deren eine vorwärts gerichtet ist, während die andere, wellig gebogen, nach rückwärts zeigt (Fig. 11, *6*). Die Zelle ist von einem ziemlich derben Periplasten umgeben, welcher durch Chlorzinkjod gelb und außerdem runzelig wird. Im Vorderende findet sich ein System pulsierender Vakuolen; Zellkern und zahlreiche Linsen-Chromatophoren liegen ähnlich wie bei Chloramoeba, doch fehlt die charakteristische gelbgrüne Färbung, welche dieser Gattung eigen ist; hier liegt ein reines Grün vor.

Die Vakuolarien können amöboide Bewegungen ausführen, und in Zusammenhang mit solchen kommt es leicht zu Gallertausscheidungen, besonders dann, wenn äußere Reize einwirken. Klebs z. B. beschreibt reichliche Gallertbildung bei Zusatz von verdünnten Farbstofflösungen.

Gallert, häufig geschichtet, wird auch massenhaft entwickelt, wenn die Zellen sich abrunden und zur Ruhe kommen. In diesem Stadium findet auch Teilung statt und es entstehen Kolonien, welche indes niemals sehr groß werden. Jede ruhende Zelle kann später wieder in den beweglichen Zustand direkt übergehen.

Die Dauerzellen, welche mehrfach beobachtet wurden, bieten nichts besonderes.

Literatur.

Bohlin, Knut, Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfversigt af kgl. svenska Vet. Akad. Förhandlinger 1897. Nr. 9

Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878. **30.** p. 205.

Luther, A., Über Chlorosaccus, eine neue Gattung der Süßwasseralgen. Bih. till kgl. svenska Vet. Akad. Handl. 1899. **24.** III. Nr. 13.

2. Confervaceae.

Conferva nannten bekanntlich die alten Autoren fast alle Fadenalgen, besonders die, welche man nicht gut unterbringen konnte. Der Name hat daher eine lange Geschichte; zahllose Irrtümer und Unklarheiten knüpfen sich an ihn, und ich glaube kaum, daß solche heute schon vollständig beseitigt sind. Wie Klebs richtig betont, wird wohl erst eine rationelle Reinkultur endgültige Lösung des Confervaproblems bringen. Immerhin ist durch die Arbeiten von Lagerheim, Wille, Gay, Klebs, Borzì, Rosenvinge, Berthold, Schaarschmidt u. a. aus dem alten Chaos eine Anzahl von Formen herausgeschält worden, die sich zusammengehörig erweisen und ziemlich gut charakterisiert sind.

Conferva und ihre Verwandten bringt und brachte man gern in Beziehung zu Ulothrix, indes hat wohl zuerst Borzì darauf hingewiesen, daß sie von dieser zu trennen seien und eine eigene Gruppe bilden müßten. Diese Auffassung haben Lagerheim, Bohlin, Luther u. a. nach Auffindung der Chloramoeba wesentlich vertieft, indem sie zeigten, daß dieser Flagellat das Anfangsglied einer Conferven- alias Heterokonten-Reihe darstelle, und ich kann nicht umhin, diese Meinung trotz kleiner Bedenken zu akzeptieren.

Viele Vertreter der Familie gehören zu den gemeinsten Kosmopoliten. Conferva, Ophiocytium, Sciadium finden sich im Süßwasser, während Bumilleria u. a. feuchten Boden, Bäume, Mauerwerk usw. bevorzugen.

Botrydiopsis Borzì bildet ziemlich große, kugelige, isolierte Zellen, Bumilleria stellt frei schwimmende Fäden dar, während Conferva eine kleine Haftscheibe an der Basis seiner unverzweigten Fäden aufweist. Ophiocytium (von Lemmermann systematisch bearbeitet) schwimmt mit seinen gekrümmten und einseitig zugespitzten Zellen (Fig. 13, *1—6*), Sciadium dagegen ist festgewachsen. Bei beiden Gattungen sind die Individuen eigentlich einzellig (Fig. 13, *7—9*), späterhin aber entstehen doldenförmige Kolonien dadurch, daß die Keime, welche aus der Mutterzelle austreten, sich an der Öffnung der leeren Zellhaut in Mehrzahl festsetzen und dann zu neuen Zellen auswachsen — ein Seitenstück zu Dinobryon Sertularia. Mit den vorigen Gattungen scheint auch Gobi's Perionella Hyalothecae verwandt zu sein. Die einzellige Alge lebt in den dicken Schleimscheiden der Hyalotheca mucosa, sie ist birnförmig bis kugelig und heftet sich mit einem farblosen Fortsatze auf der Wand der Hyalotheca fest.

Die Zellwand der Confervaceen (s. besonders Bohlin) besteht nicht aus reiner Zellulose, sondern gibt die Reaktionen der Pektinsubstanzen. Neben diesen mag immerhin etwas Zellulose zugegen sein.

Die Teilung erfolgt immer senkrecht zur Längsachse der Zellen resp. Fäden; doch zeigen dabei die Membranen meistens ein von anderen Algen

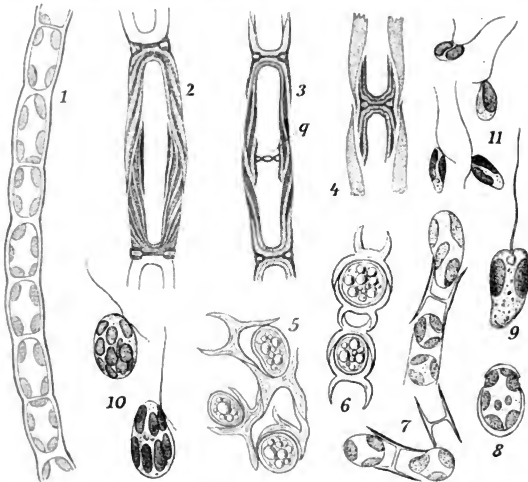


Fig. 12. *1* Vegetativer Faden von *Conferva bombycina* (Ag.) Lagerh. n. Gay. *2—4* Zellwandbildung von ders. n. Bohlin (*q* Querwand). *5, 6* Aplanosporen (ausdauernd) von ders. n. Gay. *7, 8* Aplanosporen direkt keimend. *9 Conferva minor*, Schwärmer n. Klebs. *10* Schwärmer von *Conf. bombycina* n. Luther. *11* desgl. von *Botrydiopsis* n. Luther.

abweichendes Verhalten. Bei Bumilleria z. B. teilt sich zunächst der Plasmaleib der Zelle der Quere nach in zwei noch völlig nackte Teile, darauf umgeben sich beide Portionen allseitig mit einer neuen Haut, wachsen und sprengen die Muttermembran. Letztere reißt durch einen Ringriß etwa in der Mitte auseinander, die beiden Hälften werden durch die wachsenden Tochterzellen auseinander geschoben und sitzen diesen nur noch als Kappen auf. Der Zusammenhang des Fadens ist demnach nur ein sehr loser.

Besonders ausgezeichnet ist weiterhin Conferva durch die Struktur der Zellwand. Diese besteht nämlich aus zwei zylindrischen Stücken, welche in der Mitte der Zelle diatomeenähnlich übereinander greifen (Fig. 12, *2*). Hier lösen sie sich auch leicht voneinander, z. B. wenn Zoosporen gebildet werden (Fig. 12, *7*). Da aber die korrespondierenden Hälften zweier benachbarter Zellen fest miteinander verbunden sind, so entstehen Doppelzylinder, welche im optischen Längsschnitte H-förmig erscheinen (Fig. 12, *7*). Jede Zellteilung liefert ein neues H-Stück. Es wird nämlich zunächst innen, dem Gürtelband anliegend (Wille's Angaben lauten etwas anders), ein dünner glatter Membranzylinder gebildet (Fig. 12, *2*) und an diesen setzt die neue Querwand an (*q*, Fig. 12, *3*). Das anfänglich ziemlich kurze neue H-Stück wird nach beiden Seiten dadurch verlängert, daß neue Membranschichten innen an dasselbe angelagert werden (Fig. 12, *4*). Gleichzeitig wachsen die Zellen in die Länge und damit schieben sich die älteren Hautstücke auseinander und lassen auch das jüngere an die Oberfläche kommen. So erklärt sich das eigenartige Aussehen, welches den Confervawänden zukommt. Hinzugefügt muß noch werden, daß die Membranen der Conferva eine deutliche Schichtung besitzen, wie aus der Fig. 12, *2*, *3* leicht ersichtlich ist.

Nach Bohlin hat nun Ophiocytium einen analogen Bau. Die Zellwand besteht schon im Jugendstadium aus ungleichen Hälften, dem unteren spitzen Teil und dem Deckel (Fig. 13, *2*). Wächst die Zelle in die Länge — eine Vergrößerung des Umfanges findet kaum statt —, so werden immer neue Membranstücke an die basale Hälfte angesetzt. Das sind scheinbar (Fig. 13, *2*) eingeschaltete Ringe, in Wirklichkeit „fingerlingartige" Stücke mit stark verdicktem Rande (Fig. 13, *3*). Sciadium verhält sich ebenso; über Perionella sind die Angaben unzureichend.

Die Zellen enthalten in der Regel mehrere plattenförmige Chromatophoren, meist von regelmässigen Umrissen bei Conferva, Bumilleria, von mehr unregelmäßigen bei Ophiocytium. Pyrenoide fehlen immer. Die Farbe ist eine gelbgrüne, und das beruht, wie Bohlin sehr wahrscheinlich machte, auf reichlicher Anwesenheit von Xanthophyll. Dieses ist auch die Ursache des bläulich-grünen Farbentones, welchen, wie wir schon mehrfach betonten, alle die hier zusammengefaßten Algen nach Behandlung mit konzentrierter Salzsäure annehmen, eine Reaktion, die sich nach Bohlin vorteilhaft zur Unterscheidung von ähnlichen Algen verwenden läßt. Hormidium, Microspora, Ulothrix u. a. bleiben rein grün.

Als Assimilationsprodukt oder Reservestoff finden wir ein lösliches Kohlehydrat und vor allem ein fettes Öl. Stärke wird nicht wahrgenommen. Bohlin weist darauf hin, daß diese Erscheinung event. zu der Anwesenheit des Xanthophylls in Beziehung zu bringen sei.

Conferva und Bumilleria haben meist nur einen, gelegentlich zwei Zellkerne, Ophiocytium und Sciadium besitzen deren mehrere (Fig. 13, *1*). Meistens liegt je ein Kern vor einem Chromatophor.

Die Fortpflanzung fast aller Gattungen geschieht durch Zoosporen.

Diese entstehen bei Conferva zu 1—2 in jeder Zelle und werden durch Aufreißen der H-Stücke frei (Fig. 12, 7). Bumilleria bildet 2—4, Botrydiopsis sehr zahlreiche Zoosporen in einer Zelle. Sciadium und Ophiocytium entwickeln eine Reihe von Zoo- resp. Aplanosporen, welche nach Abspringen des Deckels frei werden.

Die Zoosporen von Sciadium besitzen zwei gleiche Cilien, und aus diesem Grunde wird man Bedenken über die Zugehörigkeit der Gattung zu den Confervaceen nicht ganz unterdrücken können — falls nicht die alten Beobachter sich täuschten.

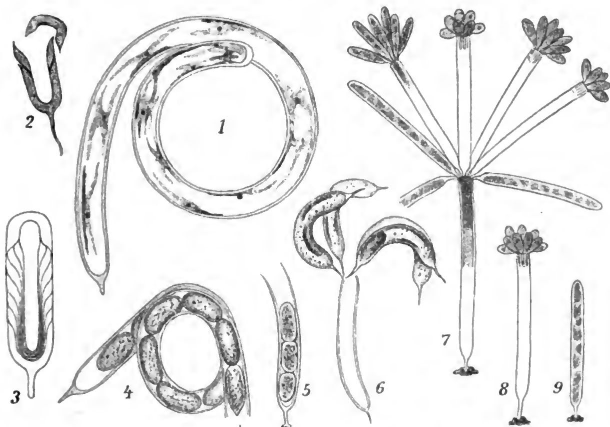


Fig. 13. *1—6 Ophiocytium* n. BOHLIN. *1* Verteilung der Kerne. *2, 3* Membran. *4—6* Bildung der Keime. *7—9 Sciadium Arbuscula* n. AL. BRAUN.

Für die Zoosporen der Conferva, Bumilleria, Botrydiopsis und Perionella geben alle Autoren eine große Geißel an, welche (Fig. 12, *9*) am Vorderende bisweilen in einer schwachen Einbuchtung oder etwas seitlich inseriert ist. Das trifft nach LUTHER im wesentlichen zu, indes fand dieser Beobachter zunächst bei Conferva bombycina und Botrydiopsis arrhiza (Fig. 12, *10*, *11*) noch eine zweite kurze Geißel, welche an fixiertem Material (ob auch am lebenden?) seitlich oder rückwärts gerichtet ist. Der Gedanke liegt nahe, daß diese kleinere Geißel allen Zoosporen der oben genannten Gattungen eigen sei und bei erneuter Untersuchung zum Vorschein kommen werde.

Die Zoosporen von Bumilleria, Botrydiopsis und einigen Conferva-Arten stimmen auch noch auffallend in dem Besitze zweier Chromatophoren überein, die seitlich zu liegen pflegen (Fig. 12, *9*, *11*); andere Conferva-Arten haben freilich eine größere Zahl von Chlorophyllplatten (Fig. 12, *10*). Schließlich sind die Zoosporen der drei Gattungen, von welchen wir reden, noch durch eine starke amöboide Beweglichkeit ausgezeichnet, welche

besonders hervortritt, wenn die Schwärmer sich am Rande des Tropfens in der „feuchten Kammer" befinden.

Die Keimung der Zoosporen ist sehr einfach. Bei Bumilleria umgibt sich die nackte Zelle mit Membran und wird zu einem neuen Faden, doch können schon ein- bis zweizellige Keimlinge unter Umständen neue Zoosporen erzeugen. Für Conferva gilt das gleiche, doch setzt sich hier der Schwärmer amöboid auf dem Substrat fest, das Hinterende wird Haftscheibe, das Vorderende Scheitel des jungen Fadens.

Bei einer nicht geringen Anzahl von Conferven herrscht eine unverkennbare Neigung zur Hemmung der Zoosporenbildung und zur Produktion unbeweglicher Zellen an deren Stelle. Diese Neigung kann durch äußere Einflüsse gefördert werden. Daß jene Zellen weiter nichts als Hemmungsbildungen der Zoosporen (Aplanosporen) sind, scheint mir aus der Tatsache hervorzugehen, daß bei ihrer Bildung der Zellinhalt sich teilt, daß die einzelnen Teile sich kontrahieren und sich mit Membran umgeben, um später nach den für Zoosporen üblichen Modalitäten ausgestoßen zu werden (Fig. 12, *7*).

Die Keimung solcher Aplanosporen erfolgt bei Conferva dadurch, daß der Inhalt unter einem mit Querriß abgesprengten Deckel hervortritt (Fig. 12, *8*) und zum Faden auswächst.

Bei Ophiocytium liegen die Dinge wohl ähnlich, doch ist mir nicht bekannt, daß hier die Membran der Aplanospore deckelartig abgehoben werde.

Als Aplanosporen darf man auch wohl Dauerzellen bezeichnen, welche Wille, Gay u. a. an Conferva bombycina und minor beobachteten. Hier schwellen die Fadenzellen fast kugelig auf, ohne daß eine Kontraktion des Inhaltes bemerkbar wird. Später aber reißen H-Stücke auf (Fig. 12, *5*, *6*), und deren kugeliger, mit Membran umgebener Inhalt tritt heraus, um nach längerer Ruhe direkt zu keimen.

Daran schließen sich keulig anschwellende Dauerzellen von verschiedenen Conferven, und diese leiten wohl hinüber zu den sog. Psichohormium-Bildungen. Kurze Fadenstücke oder auch einzelne Zellen füllen sich mit Reservestoffen, erhalten eine derbe Membran und in diese erfolgen Einlagerungen von Eisen- und Kalkverbindungen. Solche Zellen, die mit Wille Akineten genannt werden mögen, ertragen längere Ruhe. Unter geeigneten Bedingungen wachsen sie nach Vorstülpung der Quer-(Front-) wände zu neuen Fäden aus. An diesen ist dann die alte Akinetenmembran immer noch in Gestalt eines oder mehrerer brauner Ringe sichtbar.

Nicht selten ist bei Confervaceen ein einfacher Zerfall der Fäden in ihre Zellen; ein solcher ist speziell bei Bumilleria durch die ganze Struktur ja besonders erleichtert. Die Stücke können sofort wieder auswachsen.

Palmelloide Stadien werden für Conferva z. B. von Schaarschmidt erwähnt, scheinen mir aber noch im einzelnen nicht hinreichend klar gelegt.

Das Verhältnis der verschiedenen Fortpflanzungsmodalitäten zueinander variiert natürlich hier wie in anderen Fällen außerordentlich nach Spezies und äußeren Bedingungen, z. B. bilden Conferva pachyderma, C. bombycina u. a. neben reichlichen Schwärmern mäßig viele Aplanosporen. Bei C. stagnorum dürften die Aplanosporen (nach Wille) überwiegen, und andere Spezies sind kaum je mit Zoosporen beobachtet. Das letzte gilt auch für Ophiocytium, das sich normalerweise fast nur durch Aplanosporen vermehrt.

Eine geschlechtliche Fortpflanzung ist für kaum eine Confervacee unbestritten nachgewiesen. Borzì gibt an, daß er bei Bodrydiopsis zwei-

wimperige Gameten wahrgenommen habe, welche später Hypnozygoten lieferten, und auch für Bumilleria berichtet er ähnliches. Allein KLEBS fand an dieser Gattung nichts derartiges, dagegen berichtet neuerdings SCHERFFEL, daß er bei Conferva-Schwärmern Kopulation beobachtet habe. Man wird hier wohl nochmals mit Hilfe zuverlässiger Kulturen vorgehen müssen.

Die äußeren Bedingungen der Fortpflanzung von Conferva sollen in dem allgemeinen Kapitel über solche Fragen behandelt werden. Hier sei nur betont, daß im Freien Verminderung oder völliger Verlust des Wassers Fadenzerfall, Akineten-, Aplanosporen-Bildung usw. herbeiführt, während reichliche Benetzung Zoosporen zu erzeugen pflegt.

Literatur.

BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik. Conferva. p. 275.
BOHLIN, KNUT, Studier öfver några slägten af Alggruppen Confervales Borzi. Meddelanden från Stockholms Högskola. Bihang till k. svenska Vet. Akad. Handlingar 1897. **23.** Afd. III. Nr. 3.
BORZI, A., Studi algologici II. Palermo 1895.
GAY, F., Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
GOBI, Perionella Hyalothecae. Sripta bot. hort. Petropol. 1887. **1.** p. 244.
KLEBS, Fortpflanzung usw. Confervaceen. p. 326–392.
LAGERHEIM, G. v., Studien über die Gattungen Conferva und Microspora. Flora 1889. p. 179.
—— Note sur l'Uronema nouveau genre etc. Malpighia 1887. **1.** fasc. 12.
LEMMERMANN, E., Das Genus Ophiocytium Naegeli. Hedwigia. **38.** 1.
ROSENVINGE, L., Kolderup, Bidrag til Kundskaben om Slaegterne Ulothrix og Conferva etc. Botanisk Tidsskrift 1879. 3 raekke. **3.** bind.
SCHAARSCHMIDT, J., Von der vegetativen Formveränderung mancher Chlorosporen. Magyar Növéngtani Lapok Klausenburg 1883. **7.** p. 103.
SCHERFFEL, A., s. S. 17.
WILLE, N., Algolog. Mitteilungen. III. Über die Zellteilung bei Conferva. VI. Über die Ruhezellen bei Conferva. Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 437 und 459.

3. Botrydiaceae.

Seit RAY im Jahre 1690 die heute als Botrydium granulatum Grev. bezeichnete Pflanze beschrieb, ist sie ganz ähnlich wie Conferva der Gegenstand irriger Angaben gewesen. Die Irrfahrten schienen durch die Arbeit von ROSTAFINSKI und WORONIN beendet, Botrydium erschien als ausgeprägter Typus eminent pleomorpher Pflanzen. Neuerdings aber zeigte KLEBS überzeugend, daß auch die beiden genannten Forscher auf falschen Pfaden wandelten, indem sie zwei Formen ineinander mengten, die nebeneinander vorzukommen pflegen. Mangelnde Reinkulturen, unzureichende Berücksichtigung der Chromatophoren usw. führten den Fehler herbei.

Heute unterscheiden wir scharf Protosiphon (eine Protococcoidee) und Botrydium. Nachdem nun ersteres aus dem Botrydium genannten Chaos ausgesondert ist, erscheint das eigentliche Botrydium granulatum verhältnismäßig einfach. Die Alge bildet jene berühmten bis 2 mm großen birnförmigen grünen Blasen, welche im Substrat (lehmige Teich- und Grabenränder, feuchtes Kulturland usw.) mit reich verzweigten Rhizoiden befestigt sind (Fig. 14, *1*). Die Blase wird gefüllt von Vakuolenflüssigkeit und diese umgibt ein Plasmawandbelag, der zahlreiche Kerne sowie zahl-

reiche linsen- bis spindelförmige Chromatophoren enthält. Wie immer in solchen Fällen liegen die letzteren weiter nach auswärts, die Kerne mehr nach innen im Plasma. Nach KLEBS haben die Chromatophoren in jungen Zellen Pyrenoide, später verschwinden diese.

Nur ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bekannt. Die großen Blasen werden u. a. durch Übergießen mit Wasser zu Zoosporangien. Der Plasmawandbelag ordnet sich netzig an wie bei Bryopsis (s. unten) und zerfällt

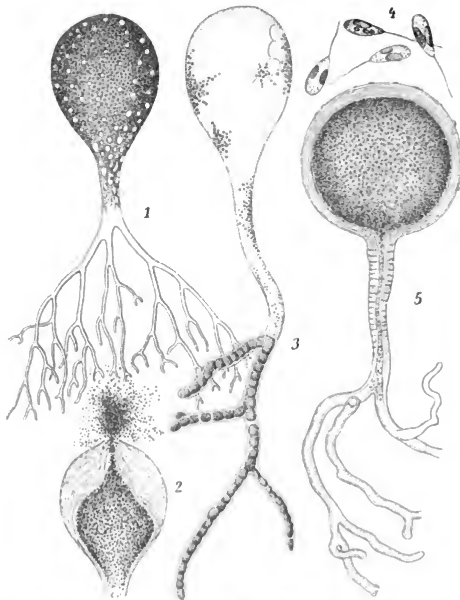


Fig. 14. *1—3 Botrydium granulatum* Rost. et Wor. n. ROSTAFINSKI u. WORONIN. *1* Vegetative Pflanze. *2* Zoosporenbildung derselben. *3* Cystenbildung. *4* Einzelne Zoosporen. *5 Botrydium Wallrothii* Kütz. n. ROSTAFINSKI u. WORONIN.

dann in eine ungeheure Anzahl von Zoosporen, welche am Scheitel der Blase durch eine Öffnung austreten (Fig. 14, *2*). Die aufquellenden innern Membranschichten scheinen dabei helfend einzugreifen. Die Zoosporen haben eine Wimper und zwei Chromatophoren ganz wie bei Conferva, Bumilleria usw. (Fig. 14, *4*). Sie bilden durch Abrundung Sporen, welche längere Zeit ruhen können; aus ihnen erhielt KLEBS in Nährsalzlösung nach 3—4 Wochen Ruhe Schläuche, welche sich sogar unregelmäßig

verzweigen, auch vereinzelt wieder Zoosporen bilden konnten. Auf feuchtem Lehm erzog KLEBS aus den Zoosporen normale Pflanzen.

Dieser Entwickelungszyklus wird noch durch Nebenfruchtformen unter gewissen Bedingungen erweitert.

Bei starker Besonnung und damit verbundener Austrocknung des Bodens wandert fast das gesamte Plasma in die Wurzelfortsätze und sondert sich dort in Portionen, die sich mit Membran umgeben (Fig. 14, *3*). Jede der so entstandenen Massen dürfte mehrere Kerne enthalten, man wird sie am besten als Cysten oder auch, da sie längere Zeit ruhen können, als Hypnocysten bezeichnen.

Bei geeigneter Behandlung wachsen jene Cysten direkt zu einem Pflänzchen aus, sie können aber auch durch Übergießen mit viel Wasser zur Bildung von Zoosporen gebracht werden, welche dann ihrerseits große Blasen liefern.

Als zweite Art gehört der Gattung Botrydium an das B. Wallrothi Kütz. (Fig. 14, *5*). Dasselbe wurde von ROSTAFINSKI und WORONIN sowie auch noch von KLEBS für das Hypnosporangium von Botr. granulatum gehalten. IWANOFF zeigte jedoch, daß eine besondere Spezies vorliege, ausgezeichnet durch die derbe geschichtete Membran und den ungemein dichten Inhalt. Diese Art verträgt Trockenheit ohne weiteres und bildet bei Benetzung Zoosporen.

IWANOFF glaubt, daß die Gebilde, welche wir Zoosporen nannten, kopulieren können. Doch ist die Sache noch keineswegs sicher.

Die Vereinigung des Botrydium mit den Confervaceen stellt, darüber ist kein Zweifel, ein Wagnis dar; aber wer nicht wagt, der nicht gewinnt, d. h. der Systematiker, welcher nicht den Mut hat, einmal Umstellungen vorzunehmen, auch auf die Gefahr hin, daß sie falsch sind, wird niemals das System fördern. Wir kommen im Abschnitt über Verwandtschaften darauf zurück.

Literatur.

IWANOFF, Zur Entwickelungsgeschichte von Botrydium granulatum Rost. et Wor. Arb. d. k. St. Petersburger Ges. d. Naturf. 1898. **29**.

KLEBS, Fortpflanzung der Algen und Pilze. 1896.

ROSTAFINSKI und WORONIN, Über Botrydium granulatum. Bot. Zeitg. 1877. Auch separat.

4. Chlorotheciaceae.

Wir zählen zu der Familie die Gattungen Chlorothecium, Characiopsis, Mischococcus, alles Formen, welche in der Jugend einzellig sind und mit einer Haftscheibe dem Substrat (anderen Algen usw. des Süßwassers) aufsitzen.

Die genannten Gattungen sind bislang fast nur durch einen einzigen Beobachter (BORZI) in ihren entscheidenden Stadien beschrieben worden, es muß demnach eine Bestätigung seiner Angaben abgewartet werden, um so mehr, da auch hier nicht mit absoluten Reinkulturen gearbeitet wurde.

Chlorothecium bildet (Fig. 15) umgekehrt birnförmige bis keulenförmige Zellen (Fig. 15, *1*). In dem Maße als dieselben wachsen, teilen sie sich in eine ziemlich große Zahl von Zellen, welche sich abrunden und auch wohl noch weiter teilen (Fig. 15, *2*). Diese Zellen sind mit einer dünnen Zellmembran umgeben. In ihnen entstehen dann durch Teilung 2—4 Schwärmer, welche ausschlüpfen

(Fig. 15, *3*) und direkt zu neuen Pflanzen heranwachsen. Dieselben Schwärmer können aber auch nach Borzì kopulieren (Fig. 15, *3*). Dann entstehen Hypnozygoten, welche nach längerer Ruhe keimen, indem sie wenige (meist zwei) Zoosporen produzieren (Fig. 15, *4*).

Characiopsis bildet auch keulenförmige Zellen. Der ganze Inhalt derselben wird, ohne voraufgehende Zellwandbildung, in ziemlich zahlreiche Zoosporen aufgelöst, welche direkt keimen und neue zoosporenbildende Individuen erzeugen. Die geschlechtliche Fortpflanzung entspricht derjenigen bei Chlorothecium in allen wesentlichen Punkten. Entstehung von Gameten aus abgerundeten membranumhüllten Zellen, Hypnozygoten usw. Man sieht aber auch, daß die Trennung von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Schwärmern eine schärfere ist.

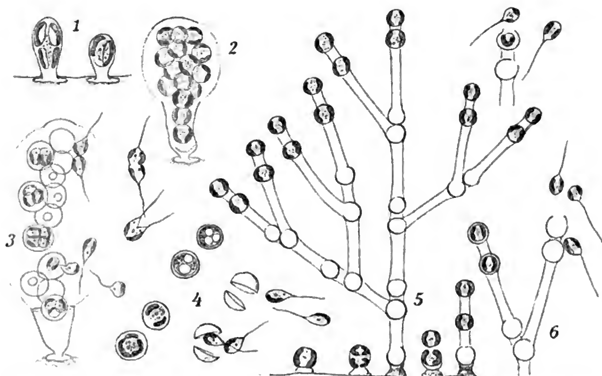


Fig. 15. *1—4 Chlorothecium Pirottae* Borzì. *5, 6 Mischococcus confervicola* Naeg. u. Borzì.

Mischococcus confervicola, schon von Nägeli untersucht, (Fig. 15, *5*, *6*), hat den gleichen Habitus wie Chlorodendron Senn (Euglenopsis Davis) (siehe unten). Es stellt Bäumchen dar, welche auf hyalinen Ästen ein Zellenpaar tragen. Diese Endzellen bilden (Fig. 14, *6*) gewöhnlich je eine Zoospore, welche sich festsetzend zu einer neuen Baumkolonie wird und zwar in folgender Weise. Zunächst heftet sich die junge Zelle mit Hilfe einer Gallertmasse fest (Fig. 14, *5*), dann beginnen Teilungen und zwar meistens Querteilungen. Die Zellen runden sich gegeneinander ab (Fig. 15, *5*) und rücken bisweilen nur ein wenig auseinander, häufiger trennt ein farbloses Stück die beiden Schwesterzellen und diese werden außerdem gemeinsam durch einen farblosen Stiel aus der Membran der Mutterzelle herausgehoben (Fig. 15, *5*). Der Stiel scheint aus Gallertmasse zu bestehen, indes ist die Sache wohl noch nicht völlig geklärt.

Daß die „Verzweigungen" durch Fortschiebung zweier Schwesterzellen nach verschiedenen Richtungen entstehen, ist aus der Figur leicht ersichtlich.

Die erwähnten Zoosporen sah Borzì in ganz wenigen Fällen kopulieren, aus den Zygoten entstand ein ganz anderes Gebilde, ein palmelloides Stadium. Die Zellen desselben sitzen ohne Stiel auf einem Gallertpolster fest und vermehren

sich durch Längsteilung. Sie können später Zoosporen entlassen, welche dann wieder Mischococcus-Büsche geben sollen. Ich vermag BORZÌ in diesem letzteren Punkte aus den schon mehrfach erwähnten Gründen nicht zu folgen. Am nächsten liegt für mich die Annahme, daß BORZÌ einen zweiten interessanten Organismus vor sich hatte, der in die Verwandtschaft von Chlorosaccus gehört.

Die oben besprochenen Gattungen haben sämtlich Schwärmer, mit einer (event. mit einer zweiten kleineren) Cilie und meist mit zwei Chromatophoren. Da auch die Färbung der letzteren, das auftretende Öl usw. mit den Conferven übereinstimmt, wird man die Chlorotheciaceen trotz mancher Unsicherheiten den Confervaceen nähern müssen.

Vielleicht gehört hierher auch das von REINSCH beschriebene Actidesmium.

Literatur.

BORZÌ, Sullo sviluppo del Mischococcus confervicola. Malpighia. 1888. **2.** p. 133.
—— Studi algologici II. Palermo 1895.
GOBI, C., Perionella Hyalothecae. Sripta bot. hort. Petropol. 1887. **1.**
NÄGELI, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
REINSCH, P. E., Über das Protococcaceen-Genus Actidesmium. Flora 1891. **74.** p. 445.

III. Cryptomonadineae.

Cyanomonas (Cryptoglena) americana, Zooxanthella, Cryptomonas, Rhodomonas, Chilomonas usw. fasse ich hier unter dem obigen Namen zusammen, weise aber darauf hin, daß die Zugehörigkeit der beiden ersten Gattungen zu unserer Gruppe nicht über allen Zweifel erhaben ist; und noch unsicherer ist die Stellung der seltsamen Paulinella, welche LAUTERBORN beschrieb, sowie des Xanthodiscus von SCHEWIAKOFF. Ich verweise bezüglich dieser beiden Gattungen auf die Angaben der genannten Autoren.

Cyanomonas. Unter dem Namen Cryptoglena americana hat DAVIS eine Form beschrieben, welche mit EHRENBERGS Cryptoglena kaum etwas zu tun hat. Ich will sie einstweilen Cyanomonas nennen.

Die Zellen (Fig. 16) haben elliptische Umrisse, welche sich kaum verändern; sie sind vorn schräg abgestutzt. Das schiefe Ende trägt in einer schwachen Einwölbung zwei Geißeln, welche deutliche, aber keine besonders großen Längendifferenzen zeigen. Eine Membran wird von DAVIS nicht angegeben, dagegen Kern und Augenfleck, dazu 6—10 Scheibchen, die wohl Chromatophoren sind, doch sind mir die Angaben in diesem Punkte nicht ganz klar, und es scheint fast, als ob nicht die gesamte Färbung an die Chromatophoren geknüpft sei.

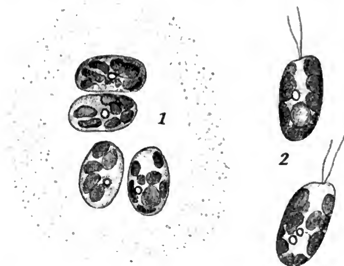


Fig. 16 n. Davis. *Cyanomonas* (*Cryptoglena*) *americana*. *1* Palmelloide, *2* bewegliche Stadien.

Die Zellen der Cyanomonas können zur Ruhe kommen. Ohne ihre Form wesentlich einzubüßen, scheinen sie eine Membran zu erhalten und sich auch meistens mit Schleim zu umgeben. Nach mehr oder weniger häufig wiederholter Längsteilung gehen diese palmelloiden Zellen wieder in den beweglichen Zustand über.

Der Querschnitt der beweglichen Zellen ist gerundet — wenigstens wird etwas anderes nicht angegeben — und deshalb könnte man geneigt sein, die Cyanomonas für eine sehr einfache Volvocinee zu halten, indes scheint mir das wegen der Abschrägung des Vorderendes und auch wegen der zahlreichen Chromatophoren nicht ohne weiteres tunlich zu sein.

In Radiolarien und in mancherlei anderen Organismen kommen, wie später (Kap. Symbiose) noch besprochen werden soll, gelbe Zellen vor (Fig. 17, *1*, *2*), die auch nach dem Absterben des Radiolarienorganismus am Leben bleiben.

Sie stellen BRANDT's Zooxanthella dar, die besonders CIENKOWSKI schon beschrieben hatte. *Zooxanthella.*

Zooxanthella bildet, in kleinen Wassermassen usw. isoliert, kugelige Zellen (Fig. 17, *3*), welche mit einer normal reagierenden Zellulosewand versehen sind und sich durch wiederholte Teilung zu palmelloiden Haufen ausgestalten können.

Bei reichlicher Wasserzufuhr schlüpfen aus den Kugelzellen Schwärmer aus (Fig. 17, *4—5*). Letztere besitzen zwei gleiche Geißeln und diese sind am Vorderende in einer kleinen Vertiefung inseriert. Zwei gelbe Chromatophorenplatten (*chr*) bergen zwischen sich den Zellkern (*k*), außerdem bemerkt man

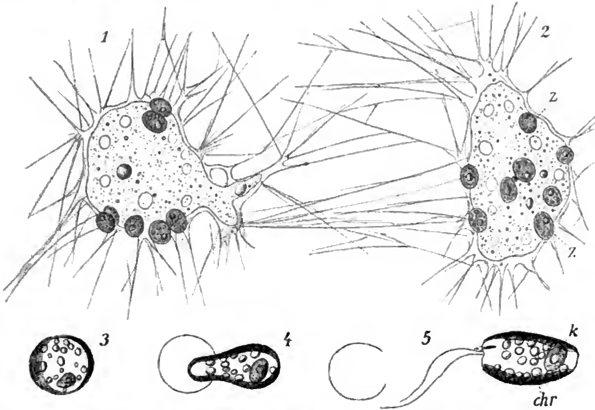


Fig. 17 n. BRANDT. *1, 2 Collozoon inerme* mit *Zooxanthellen* (*Z*). *3—5* Unbewegliche und bewegliche *Zooxanthellen.*

farblose Kügelchen, welche mit Jod eine rot- bis blauviolette Färbung besonders an solchen Exemplaren annehmen, die vorher eine intensive Beleuchtung erfahren hatten. An verdunkelten Exemplaren ist die Reaktion nach BRANDT viel schwächer. Doppelbrechend ist die Masse nicht und somit liegt normale Stärke kaum vor. Dagegen erinnern die Kugeln um so mehr an die später zu beschreibende „Florideenstärke", als auch sie im Zentrum aus einer anderen Substanz aufgebaut sind als an der Peripherie.

Die Zellulosewand der ruhenden Zellen, sowie der Ersatz des Leukosins durch die eben beschriebenen Körperchen hindert, wie mir scheint, eine Verbindung der Zooxanthellen mit den Hymenomonaden (S. 11), und ich glaube, BÜTSCHLI hat Recht, wenn er die Verwandtschaft bei den Cryptomonaden sucht.

Die eigentlichen Cryptomonaden (BÜTSCHLI, DANGEARD, SENN u. a.) weichen von den meisten bislang beschriebenen Flagellaten dadurch ab, daß ihr eiförmiger Körper parallel der Längsachse abgeflacht ist. Das Vorderende ist schräg abgestutzt und besitzt statt einer einfachen Vertiefung eine schlundartige Höhlung, welche an ihrem Oberende glatt, unten aber mit einer körnigen Struktur versehen ist. Die Geißeln entspringen am Eingange des Schlundes (Fig. 18, *1*), der übrigens kaum zur Nahrungsaufnahme dient. *Cryptomonas usw.*

Die Zellen haben fast unveränderliche Umrisse und keine Zellulosemembran, solange sie beweglich sind; im palmelloiden Zustande, den auch sie ebenso wie Cyanomonas, Zooxanthella u. a. bilden, tritt eine Wand auf, welche in einzelnen Fällen sicher auf Zellulose reagiert.

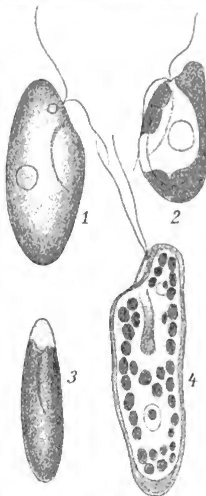


Fig. 18. *1—3 Rhodomonas baltica* Karsten n. KARSTEN. *4 Chilomonas Paramaecium* n. FISCH.

Bei Rhodomonas (Fig. 18, *1—3*) ist nach KARSTEN ein plattenförmiges Chromatophor vorhanden, Cryptomonas führt zwei symmetrisch gelagerte Chlorophyllplatten, und Xanthodiscus Schewiakoff, der auch wohl hierher gehört, zeigt wiederum eine Platte mit einseitigem Ausschnitt. Chilomonas Ehrbg. ist farblos, doch zeigte FISCH, daß es Leukoplasten besitzt, welche reichlich Stärke bilden. Auch die übrigen Formen entwickeln dies Kohlehydrat. Speziell für Cryptomonas entnehme ich den Angaben SENN's, daß die Stärkekörner plattenförmig-kantig sind, und daß sie dem Chromatophor auf seiner Innenseite anliegen. Nach SENN's Zeichnung haben die Stärkeplatten noch eine Struktur, welche wohl an diejenige der Kugeln von Zooxanthella erinnert.

Wie schon die Namen der Gattungen besagen, ist die Färbung der Cryptomonaden sehr verschieden. Sie wechselt bei den verschiedenen Arten zwischen gelbbraun, blaugrün, rot usw.

Vermehrung durch Teilung erfolgt im ruhenden wie auch im beweglichen Stadium.

Eine gewisse, wenn auch entfernte Verwandtschaft zu den Cryptomonaden kommt wohl den mit Kieselhülle versehenen Silikoflagellaten zu. Man vergleiche darüber BORGERT u. a.

Literatur.

BORGERT, A., Über die Dictyochiden usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. **51.** p. 629. Auch Diss., Bonn.
BRANDT, K., Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoën) des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora. **13.** 1885.
BÜTSCHLI, Beitrag zur Kenntnis der Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1878. **30.**
—— Flagellaten.
CIENKOWSKI, L., Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. 1871. **7.** p. 372.
—— Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Schulze's Archiv f. mikroskop. Anatomie 1870. **6.** p. 421.
DANGEARD, P. A., Rech. sur les Cryptomonadinae et les Euglenae. Le Botan. 1889. **1.** p. 1.
DAVIS, B. M., Notes on the life history of a blue-green motile cell. Bot. Gaz. 1894. **19.** p. 96.
FISCH, C., Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss Zool. 1885. **42.** p. 47.
KARSTEN, G., Rhodomonas baltica n. g. et sp. Wiss. Meeresunters. usw. Abt. Kiel, N. F. 1898. **3.**
LAUTERBORN, R., Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora n. g. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895. **59.** p. 537.
SCHEWIAKOFF, W., Über die geogr. Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mém. de l'acad. des sc. de St. Pétersbourg 1893. 7. sér. **41.** No. 8.
SENN, G., Flagellaten in Engler-Prantl, Pfl.-Familien. **1.**

IV. Euglenaceae.

Die Euglenen werden kaum zu den eigentlichen Algen gerechnet, und da sie außerdem keine direkten Übergänge von den Flagellaten zu jenen bilden, vielmehr einen Seitenzweig darstellen, der sich an die niedersten Protozoen anschließt, mag eine kurze Wiedergabe des Bekannten auf Grund der Arbeiten von Bütschli, Klebs, Senn, Dangeard u. a. genügen.

Die Zelle der Euglenen ist länglich (Fig. 19), spindelförmig usw., nicht selten seitlich flach gedrückt. Viele Arten zeigen mehr oder weniger energische Metabolie, d. h. Gestaltsveränderungen des Körpers, die nicht eigentlich amöboid sind, doch gibt es alle Übergänge zu starren Formen.

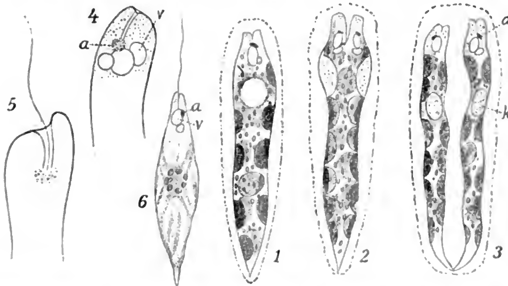


Fig. 19 n. Klebs. *1—3 Euglena deses*, Längsteilung. *4* Vorderende von *Eugl. deses*. *5* desgl. von *Eugl. Ehrenbergii*. *6 Euglena viridis* mit Sternchromatophor.

Die Euglenen sind mit Ausnahme der Teilungsperiode lebhaft beweglich und zwar mit Hilfe einer Geißel. Diese ist auf dem Grunde eines Trichters resp. Kanales inseriert (Fig. 19, *5*), welcher am Vorderende der Zelle durch Einstülpung der Außenhaut entsteht.

Die Membran dürfte eiweißhaltig sein, ist aber doch vom Plasma scharf geschieden.

Das Vorderende beherbergt eine Haupt- und mehrere Nebenvakuolen, welche ein kompliziertes pulsierendes System bilden (Fig. 19, *4 v*).

Hier, unmittelbar neben der Hauptvakuole, liegt auch der rote Augenfleck (*a*).

Der Zellkern (*k*), welcher einen zentralen Binnenkörper aufweist, von dem Chromatinfäden zahlreich radiär ausstrahlen, pflegt in der Mitte der Zelle zu liegen.

Die Mehrzahl der Euglenaceen ist grün gefärbt, der Farbstoff ist an Chromatophoren von Platten-, Stern- usw. Form gebunden, wie das im Kapitel Chromatophoren näher erörtert wird; dort finden auch die Pyrenoide ihre Besprechung. Zahlreiche Euglenaceen (die ganze Gruppe der Astasien) sind aber auch farblos, ja man kann, wie sich auf Grund älterer Angaben aus neuen präzisen Versuchen von ZUMSTEIN ergab, eine Anzahl von Arten je nach der Kultur im farblosen oder ungefärbten Zustande erhalten. Dabei verschwinden indes die Chromatophoren nicht völlig, vielmehr bleiben Leukoplasten übrig, welche wiederum ergrünen können. Das entspricht also im wesentlichen den Befunden von FISCH an farblosen Kryptomonaden und man ersieht auch hier, daß die Farblosigkeit allein kein Grund zur generischen Trennung von Formen ist.

Weder farblose noch gefärbte Euglenen nehmen feste Nahrung auf, sie nähren sich ganz wie Pflanzen und bilden als Assimilationsprodukt das Paramylon frei im Plasma. Einige Gattungen haben Hüllen, Gallertstiele usw.

Die Vermehrung erfolgt durch Längsspaltung (Fig. 19, *1—3*) und zwar vielfach in der Ruhe. Die Cilien werden abgeworfen, es bildet sich eine Hülle, meist aus Gallerte, dann teilen sich die Kerne, die Vakuolen verdoppeln sich und endlich beginnt von vorn her die Spaltung des Plasmas (Fig. 19, *2*, *3*), die nach hinten vorschreitet. Es gibt indes auch Formen, welche sich in der Bewegung teilen.

Unter ungünstigen Bedingungen runden sich die Euglenen zu Kugeln ab, welche derbe Membran erhalten und in diesem Stadium ausdauern können. Unter günstigen Verhältnissen schlüpfen die Zellen, welche auch viel Reservesubstanz aufgespeichert hatten, wieder aus den umhüllenden Membranen aus.

Auf festen Substraten kann (z. B. bei Euglena gracilis) wiederholte Teilung im unbeweglichen Zustand erfolgen, so daß also auch dort Palmellen-ähnliche Bilder entstehen.

Literatur.

BÜTSCHLI, siehe p. 16.
DANGEARD, P. A., Rech. sur les Eugléniens. Le Botaniste 1901. **8.** p. 97.
KLEBS, G., Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. aus. d. bot. Inst. Tübingen 1883. **1.** p. 239.
—— Flagellatenstudien I, II. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892. **56.** p. 265.
SENN, G., Flagellaten in Engler-Prantl, die natürl. Pflanzenfamilien I. 1 a. p. 93.
ZUMSTEIN, HANS, Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. Mit 1 Taf. Jahrb. f. w. Bot. **34.** p. 149—98.

V. Dinoflagellata.

Diese auch als Peridineae (Klebs) oder Peridiniales (Schütt) bezeichnete Gruppe wird neuerdings mit Vorliebe zu den Diatomeen in enge Beziehung gebracht. Damit wird die Meinung verknüpft, daß die fraglichen Organismen den Algen an- oder gar eingereiht werden müßten. Wenn ich nun auch die Gruppe an dieser Stelle einfüge, so vermag ich jene Auffassung doch nicht ganz zu teilen. Ich ziehe es vor, Bütschli folgend, die Beziehungen zu den Cryptomonadinen zunächst zu betonen, damit auch die Peridineen als Flagellaten zu betrachten und den Namen der Dinoflagellaten beizubehalten. Wir kommen unten auf die Frage zurück. Im übrigen betone ich, daß ich die Peridineen hier nicht in extenso mit vollständiger Literaturangabe behandeln kann. Das Folgende möchte nur eine Skizze zur Orientierung sein. Sie stützt sich in erster Linie auf Bütschli, Schütt, Klebs, Pouchet u. a.

Die Dinoflagellaten sind typische Organismen des Planktons und in diesem dominieren sie im Süß- wie im Salzwasser zeitweilig derart, daß Seen, Tümpel und Meere braune Färbungen annehmen. Im allgemeinen dürfte die Artenzahl im Seewasser etwas größer sein als in Binnengewässern. Die Spezies einer Gattung können teils dem Süß-, teils dem Seewasser angehören, dagegen ist es vorläufig nach Bütschli's Ausführungen zweifelhaft, ob die nämliche Art gleichzeitig im Meer und in süßen Binnengewässern aufzutreten vermöge.

Für viele Arten ist bekannt, daß sie phosphoreszieren und damit zum Meeresleuchten das Ihrige beitragen.

Fossile Dinoflagellaten werden in den Feuersteinen der Kreide von Delitzsch (Sachsen) angegeben und zwar durch Ehrenberg. Andere Fundorte in der Blätterkohle des Westerwaldes usw. bleiben zweifelhaft.

Man findet die verkieselten Schalen, doch darf daraus, wie Bütschli hervorhebt, nicht unbedingt geschlossen werden, daß die damaligen Peridineen einen verkieselten Panzer besaßen. Die Einlagerung der fraglichen Substanz kann natürlich sehr wohl nachträglich erfolgt sein.

1. Gymnodiniaceae.

Ohne Rücksicht auf die Frage nach den phylogenetisch ältesten Formen greifen wir zunächst zwecks näherer Orientierung irgend eine Gymnodiniacee, z. B. das in Fig. 20, *1*, *2* wiedergegebene Gymnodinium rhomboides Schütt heraus.

Die stets einzeln lebenden Zellen sind rundlich bis spindelförmig, um ihre Mitte zieht sich die Querfurche (*qf* Fig. 20) und diese wird in unserem

Fall annähernd senkrecht von der Längsfurche (*lf*) durchschnitten. In der Längsfurche entspringen meist nicht weit voneinander zwei Cilien, die indes ganz verschieden gerichtet sind. Die Längsgeißel ist ziemlich gerade nach hinten gestreckt, die Quergeißel dagegen legt sich, etwas wellig gebogen, in die Querfurche. Zwecks Orientierung stellen wir die Zelle des Gymnodinium mit der Längsachse aufrecht (die Längsgeißel, wie in der Figur, nach unten gekehrt), die Querfurche horizontal und nennen Bauchseite diejenige, welche die Längsfurche und die Insertionsstelle der Geißel führt. Die Rückenseite ergibt sich danach von selbst. Der Sagittalschnitt nimmt dann Längsachse und Längsfurche in sich auf. Der apikale Pol ist nach oben, der antapikale nach unten gerichtet.

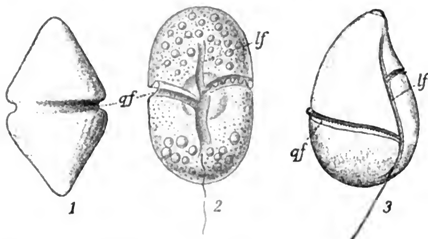


Fig. 20 n. SCHÜTT. *1, 2 Gymnodinium rhomboides* Schütt. *3 Gymn. spirale* Bergh. *qf* Querfurche. *lf* Längsfurche.

Diese Bezeichnung setzt zunächst eine sehr regelmäßige Gestalt voraus, wie sie bei dem eben genannten Gymnodinium annähernd realisiert ist. Jedoch ist sie auch an etwas unregelmäßigere Formen leicht anzupassen. Abweichungen von der vorerwähnten Art kommen nämlich insofern vor, als die Enden der Querfurche nur in wenigen Fällen genau auf der Bauchseite zusammenstoßen. Meistens (Fig. 20, *3*) erscheint die Querfurche als eine Spiralwindung, deren Enden mehr oder weniger weit voneinander entfernt sind. Die Längsfurche aber verbindet auch hier immer die beiden Enden der Querfurche und geht dann sehr häufig über die Verbindungsstellen hinaus bis an das obere und untere Zellende (20, *3*). Die Varianten sind damit natürlich noch nicht erschöpft. Z. B. kann die Längsfurche bei gewissen Spezies sehr stark verkürzt sein, während sie bei anderen mit der Querfurche zusammen Spiralwindungen macht und damit erheblich verlängert wird.

Die Gymnodiniaceen sind völlig nackt oder doch nur mit einer gleichmäßigen Zellulose- oder Gallerthülle umgeben.

2. Peridiniaceae.

Die eigentlichen Peridineen dagegen setzen ihre aus Zellulose bestehende Wand aus Panzerplatten zusammen, welche in ihrer Starrheit zu einem Flächenwachstum nicht befähigt sind.

Halten wir uns zunächst an Goniodoma und Verwandte, so haben diese noch ähnliche Umrisse (Fig. 21) wie die Gymnodinien, aber wir erkennen eine obere und eine untere Panzerhälfte (Schale), welche in der Querfurche (*q*) zusammenstoßen. Der eigentliche Zusammenhang wird bedingt durch den Gürtelpanzer (*g* Fig. 21, *5*). Jede der genannten Panzerhälften ist aber wiederum stets aus mehreren, oft aus ziemlich vielen Stücken zusammengesetzt, die ihrerseits durch „Nähte“ verbunden sind. *Goniodoma.*

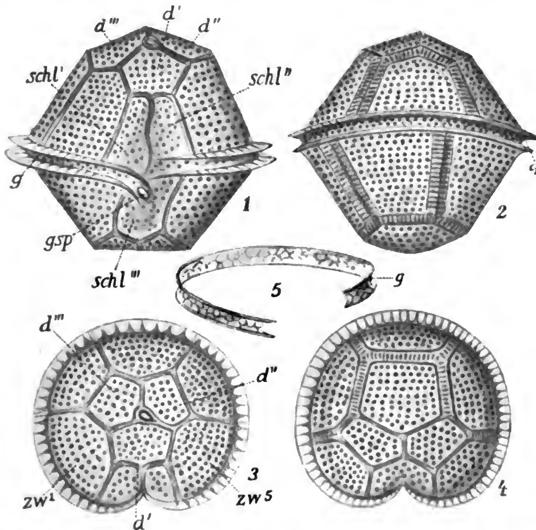


Fig. 21. *Goniodoma acuminatum* n. Stein u. Schütt. *1* Bauchseite. *2* Rückenseite. *3* Ansicht von oben (apikal). *4* Ansicht von unten (antapikal). *5* Gürtel isoliert. *q* Querfurche. *g* Gürtel, welcher dieselbe bedeckt. *schl* Schloßtafeln. *gsp* Geißelspalte. *d* Deckeltafeln. *zw* Zwischenband.

Der Gürtelpanzer besteht aus einer isolierbaren Ringtafel (*g* Fig. 21, *5*), welche die Querfurche (Fig. 21, *2 q*), und der Schloßtafel oder dem Schloßapparat (*schl* Fig. 21, *1*), welcher die Längsfurche bedeckt. In dem von uns gewählten Beispiel ist die Längsfurche relativ breit, die Schloßtafel besteht aus zwei breiten Platten (*schl'* und *schl''*) oben, und einer Platte (*schl'''*) unten. Bei anderen Peridineen sind gerade diese Platten häufig viel schmäler, entsprechend der relativ geringen Breite der Längsfurche. Die untere Tafel der Schloßplatte trägt in unserem Falle die Geißelspalte (*gsp*) an ihrem oberen Ende.

Die obere Schale besteht sodann bei Goniodoma aus einem Deckel, welchen drei Platten (*d' d'' d'''*) zusammensetzen und aus einem Zwischen-

band, welches aus fünf Platten (Prääquatorialplatten) konstruiert ist (zw^1 bis zw^5). Die untere Schale ist im wesentlichen gleich der oberen aus drei Deckel- oder Endplatten und fünf Postäquatorialplatten aufgebaut, nur hat die obere Schale an der Spitze eine Öffnung, den Apikalporus, welcher dem unteren (antapikalen) Deckel fehlt.

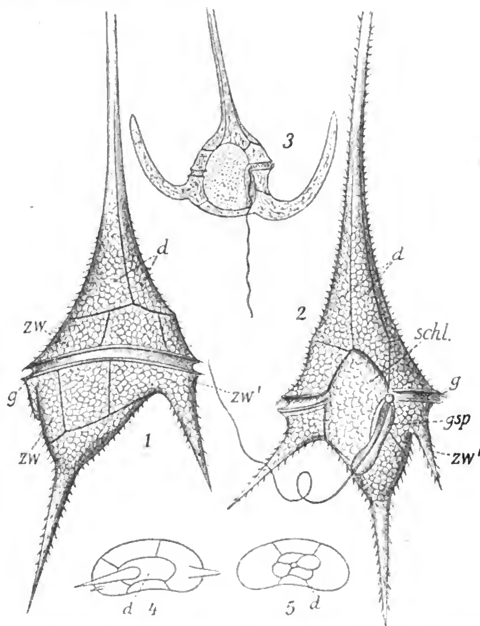


Fig. 22. *1, 2 Ceratium macroceras* n. Stein. 3—5 *Cer. tripos* n. Schütt. *g* Gürtel. *schl* Schloßplatte. *gsp* Geißelspalte. *d* Deckel. *zw* Zwischenplatten.

Die Panzer anderer Gattungen sind zwar in Form und Umriß sehr verschieden, aber sie lassen sich fast immer auf den oben gegebenen Typus unter der Voraussetzung zurückführen, daß eine Reduktion oder eine Vermehrung der Plattenzahl stattgefunden habe. Die Deckel- und die Zwischenbänder lassen sich immer erkennen.

Ceratium. Das mag noch durch Betrachtung der eigenartigen Gattung Ceratium etwas näher begründet werden. Wählen wir Cerat. macroceras, so ist auf der Bauchseite (Fig. 22) der Gürtelring (*g*) und die außerordentlich große, zarte, hyaline Schloßtafel (*schl*) leicht zu erkennen, ebenso springt die

Geißelspalte (*gsp*) in die Augen, die hier seitlich der Schloßtafel anliegt. Vom Rücken her wird leicht der prä- und der postäquatoriale Ring (Zwischenband *zw*) sichtbar, der hier nur aus je drei Platten besteht und dann folgen die zu langen Hörnern ausgezogenen Deckel, von welchen der untere aus einer einzigen, der obere aber aus vier Platten zusammengestückt ist. Außer den Endplatten können auch noch postäquatoriale Platten zu Hörnern auswachsen (Fig. 22, *1*, *2 zw'*).

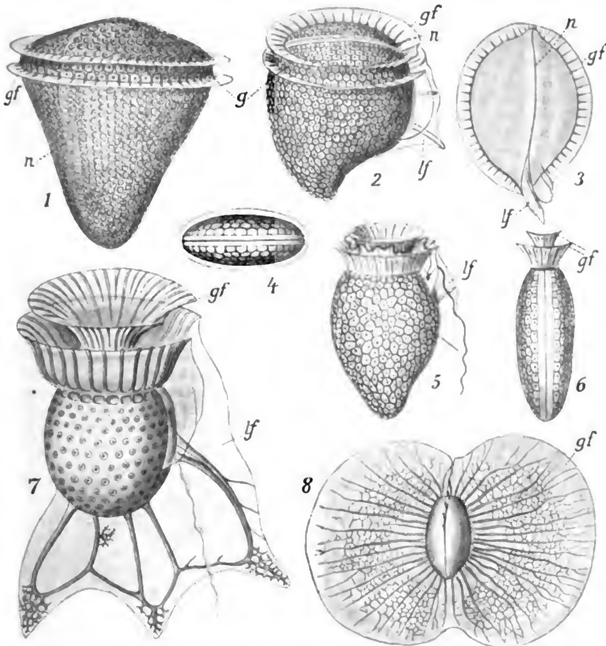


Fig. 23 n. Schütt. *1—3 Phalacroma Mitra. 4—6 Dinophysis acuta. 7, 8 Ornithocercus magnificus.* Die Zellen sind jeweils vom Rücken (*1, 6*) von unten (*3, 4, 8*) und von der rechten Seite (*2, 5, 7*) betrachtet. *n* Naht. *g* Gürtel. *gf* Gürtelflügel. *lf* linker Flügel der Geißelspalte.

Eines der auffallendsten Ceratien, C. Tripos Nitzsch, (Fig. 22, *3*) biegt sowohl das von der unteren Endplatte, als auch das von der rechten Postäquatorialplatte (unteren Zwischenplatte) ausgehende Horn nach aufwärts. Kettenbildung kommt bei dieser Art zustande, indem das Apikalende einer Zelle auf der Bauchseite einer Schwesterzelle festhaftet.

Ergänzend muß hier noch hinzugefügt werden, daß die einzelnen Platten vielfach Fortsätze, Leisten, Stacheln usw. tragen, die Ränder der ersteren pflegen bevorzugt zu sein, speziell treten mit Vorliebe Leisten und Flügel an den äquatorialen Rändern der Zwischenplatten in die Erscheinung, wie das ohne weiteres aus Fig. 21 ersichtlich ist.

Alle bislang genannten Peridiniaceen tragen die Querfurche annähernd in der Mitte des Körpers, es gibt aber auch Formen wie die Oxytoxinen, bei welchen der Gürtel sehr weit nach oben gerückt erscheint. Ober- und Unterschale werden damit sehr ungleich, im übrigen bleibt ihr Bau im Prinzip der gleiche.

Dinophyseen. Solche Formen nähern sich den Dinophyseen. Diese haben mit den Oxytoxinen u. a. die Verschiebung der Querfurche gegen das obere Ende hin (Fig. 23, *1*) und so die Ähnlichkeit mit einer Deckelkanne gemein, sonst aber zeigen die letzteren im Plattenbau der Membran usw. Abweichungen. Die Zellen sind meistens parallel zum Sagittalschnitt stark abgeflacht und in der Sagittalebene besitzen Oberschale, Gürtel und Unterschale eine durchgehende Naht (*n*), so daß also jeder der genannten Teile aus einer rechten und einer linken Hälfte besteht (Fig. 23, *4—6*). Im übrigen aber sind diese Schalenhälften einheitlich; eine Zusammensetzung aus weiteren Platten wie bei den Peridinien, Ceratien usw. ist nicht vorhanden. Ober- und Unterschale bestehen also nur aus je zwei durch die Sagittalnaht vereinigten Hälften. Außerdem fehlt der Apikalporus.

Das allein würde aber den Dinophyseen noch nicht ihr seltsames Aussehen verleihen, es kommen noch Flügelfortsätze hinzu, und zwar sind zunächst, wie bei manchen Peridinien, die Schalenränder dort, wo sie an den Gürtel (*g*) stoßen, mit breiten Membranleisten (Fig. 23, *1—3*) oder Segeln versehen, welche bei Ornithocercus ganz riesige Dimensionen erreichen (Fig. 23, *7*, *8*). Außerdem erheben sich Leisten neben der Längsfurche resp. der Geißelspalte (Fig. 23). Diese Flügelleisten sind bei Phalacroma noch mäßig entwickelt (Fig. 23, *2*), aber man kann schon bei dieser Gattung einen deutlichen Unterschied zwischen dem rechten und dem linken Flügel (*lf*) wahrnehmen. Der letztere ist größer und durch verdickte, in ihm radial verlaufende Leisten oder Stacheln gleichsam gespannt oder verstärkt wie ein Segel. (Kompliziert wird die Sache noch dadurch, daß der linke Flügel nach Bergh's älteren und Schütt's neueren Angaben aus zwei Hälften besteht, deren obere der linken Schalenhälfte angehört, während die Bildung des unteren Teiles von der rechten Schale ausgeht.) Wie die Gürtelflügel, so ist auch der linke Längsflügel bei Ornithocercus kolossal entwickelt und durch derbere Strahlen ausgesteift (Fig. 23, *7*). Das ganze greift sogar nach hinten fast bis auf den Rücken hinüber. Die Bedeutung dieser Flügel als Fallschirm und Steuer im Wasser wird im Kap. über Plankton noch weiter zu besprechen sein.

3. Prorocentricae.

Man würde nun wohl sehr geneigt sein, die Dinophysiden aus den Peridinien herzuleiten unter der Annahme, daß obere und untere Körperhälfte ungleich wurden, und daß sich fernerhin die sagittale Längsnaht ausbildete. Allein einer unbedingten Annahme dieser Hypothese steht die Bekanntschaft mit den relativ einfachen Prorocentricae im Wege, einer

Gruppe, die man vielleicht als die einfachsten Dinoflagellaten ansehen muß. Bei diesen ist von einer Quer- und Längsfurche nichts zu sehen, die Zellen sind einfach eiförmig-länglich und meistens etwas flach gedrückt, am Vorderende (Fig. 24, 25) sitzen zwei Geißeln, von welchen die eine gerade vorwärts gerichtet ist, die andere aber seitwärts wellenförmige Bewegungen ausführt.

Die Membran besteht aus zwei Schalenhälften, welche in der Gürtellinie ohne Vermittelung einer Gürtelplatte vereinigt sind. Die Hälften greifen mit zugeschärften Rändern übereinander, sie differieren nicht in der Größe, wie diejenigen der Diatomeen.

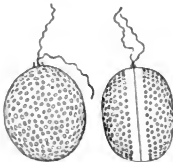


Fig. 24 n. SCHÜTT. *Exuviaella marina* Cienk. *A* Schalen- *B* Gürtelansicht.

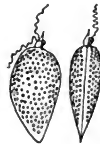


Fig. 25 n. SCHÜTT. *Prorocentrum micans* Ehrbg. *A* Schalen- *B* Gürtelansicht.

Die Geißeln entspringen aus einer Geißelspalte, die auch als Ausrandung der einen Schale leicht erkennbar ist. Unmittelbar neben derselben pflegt ein zahnartiger Fortsatz sich zu befinden, der meist aus Membransubstanz besteht, in einzelnen Fällen aber auch hohl sein dürfte.

SCHÜTT orientiert die Zellen derart, daß er sie auf die flache Seite — Ebene des Gürtels — horizontal legt. Die Geißeln zeigen nach vorn und markieren die Bauchseite. Danach ist die weitere Orientierung gegeben. BÜTSCHLI stellt die Zellen mit der Gürtellinie resp. Gürtelebene vertikal. Dadurch tritt die Ähnlichkeit in der Zellteilung bei Dinophyseen und Prorocentricae leichter hervor, wie wir noch sehen werden.

Im übrigen hängen die Orientierungen in der einen oder der anderen Weise unmittelbar mit den Vorstellungen zusammen, die man sich von der Phylogenie der einzelnen Unterfamilien einerseits und der Gesamtgruppe andererseits macht. Ich will auf diese nicht eingehen und verweise auf BÜTSCHLI, der die Dinophysiden und Peridiniden von einer gemeinsamen Urdinifere ableitet, welche ihrerseits wieder mit Prorocentrum die gleiche Basis hatte. SCHÜTT scheint etwas abweichender Meinung zu sein. Auch darüber herrscht wohl keine völlige Übereinstimmung, ob die Gymnodinien die Vorläufer der Peridiniden usw. seien oder ob man sie, wie BÜTSCHLI will, als reduzierte Formen auffassen müsse.

Greifen wir jetzt noch einmal auf die **Wandung der Zellen** unserer Dinoflagellaten zurück. Es wurde bereits hervorgehoben, daß die Gymnodinien meist nackt sind, einzelne führen Gallerthüllen und wieder andere besitzen nach allen Autoren Zellulosemembran, wie auch die sämtlichen Peridineen, Dinophyseen, Prorocentricae. Es muß aber doch erwähnt werden, daß die Zellulosereaktionen nicht ganz einwandfrei sind, denn eine Auflösung in *Zellwand.*

Kupferoxydammoniak wurde nicht beobachtet, und die Reaktionen mit Jodschwefelsäure usw. dürften auch nicht immer ganz glatt gehen. Immerhin liegt sicher eine der Zellulose nahe verwandte Substanz oder vielmehr nach SCHÜTT's Angaben eine Imprägnierung von reiner Zellulose durch einen anderen fremden Körper vor. Eine Imprägnierung mit Siliziumverbindungen ist nicht vorhanden, bei Verbrennung bleibt nur ein schwaches Skelett von Kalk und ähnlichen Substanzen zurück.

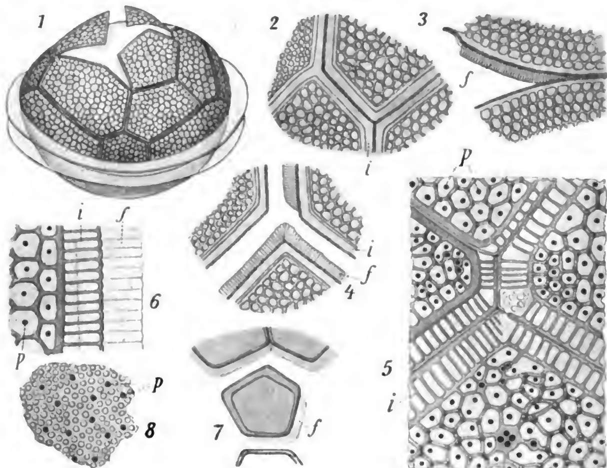


Fig. 26 n. SCHÜTT. *1—4 Peridinium ovatum* (Pouch.) Schütt. *5, 6 Per. divergens* Ehrbg. *7 Goniodoma acuminatum* Stein. *8 Dinophysis rotundata* Cl. et Lachm. *f* Falz. *i* Interkalarstreifen. *p* Poren.

Daß vielfach Verdickungen der Membran in Gestalt von Netzen, Leisten, Kämmen, Stacheln, Segeln usw. vorkommen, wurde bereits erwähnt und ebenso, daß diese Segel ihrerseits wieder ausgesteift, gespannt usw. sind. Die größeren Leisten und Flügel finden sich, wie auch schon hervorgehoben, mit Vorliebe an den Rändern der einzelnen Platten. Doch braucht das nicht so zu sein und an sich sind nach SCHÜTT die Nähte und die Leisten voneinander unabhängige Dinge.

Die Nähte nun sind nicht immer so ganz einfach gebaut. Sprengt man die Einzelplatten des Panzers durch Druck voneinander (Fig. 26, *1*) oder isoliert man sie durch Kalilauge, so machen sich (Fig. 26, *7*) Unterschiede an den verschiedenen Rändern bemerkbar. Etwa die Hälfte der letzteren erscheint glatt abgeschnitten, die übrigen besitzen dünne, membranartige Fortsätze. Diese stellen die Falzränder (*f*) dar, sie greifen nämlich dachziegelartig (Fig. 26, *3*) unter den derberen Rand der Nachbar-

platten (Fig. 26, *3*) und sichern so eine festere Verbindung. Diese wird noch verstärkt durch Unebenheiten (Riefen und Rillen Fig. 26, *4*, *6*), welche korrespondierend in den Falzrändern wie in den von ihnen berührten Nachbarplatten ausgearbeitet sind. An jene Falze oder Nähte grenzen dann nicht selten besondere Interkalarstreifen (Fig. 26, *2*, *6*), welche die Einzelplatten umziehen und diese dadurch besonders augenfällig hervortreten lassen.

Nach SCHÜTT erscheint die ganze Membran zunächst als ein dünnes, strukturloses Häutchen. Schon in diesem werden nach unserem Autor Öffnungen ausgespart, und solche bleiben erhalten, auch wenn die Membran später Verdickungen erfährt. Die so entstehenden völlig offenen Poren durchsetzen die fertige Membran meist gerade, gelegentlich auch schräg; sie erscheinen mit Vorliebe (*p* Fig. 26, *5*, *6*) in der Mitte der Felder zwischen den Netzverdickungen, doch kommen (Fig. 26, *8*) natürlich auch andere Anordnungen vor.

Die primäre Membran bleibt auf ihrer Innenseite dauernd in direktem Kontakt mit dem Plasmakörper der Zelle. Alle Verdickungen: Netze, Leisten, Flügel usw. werden ihr nach SCHÜTT von außen her aufgesetzt. Sie alle erscheinen zunächst als ganz dünne Linien, als zartes Netzwerk usw., welches später verstärkt und vergrößert wird. Das wäre also ein typischer Fall zentrifugalen Wachstums, für welches SCHÜTT in den riesigen Längsflügelleisten der Ornithocercus-Arten noch ein besonders gutes Beispiel gefunden hat. Hier erscheint zunächst der Flügel durch nur wenige derbe radiäre Strahlen verstärkt. Darauf tritt eine Randverbindung zwischen ihnen auf und endlich wird ein kompliziertes Randnetz ausgebaut — das alles unter ständiger Verbreiterung des Flügels an seinem äußeren Rande.

Extramembranöses Plasma.

Eine befriedigende Erklärung für dies ungemein starke zentrifugale Wachstum glaubt SCHÜTT wohl mit Recht nur in der Annahme finden zu können, daß lebendes Plasma, welches durch die oben geschilderten Poren heraustritt, alle Vorsprünge überziehe, zum mindesten so lange als sie noch wachsen.

Direkt sichtbar machen ließ sich eine solche Masse mit einiger Sicherheit auf den oben genannten Ornithocercus-Flügeln. Bei einer größeren Zahl von Peridineen aber konnte SCHÜTT außerdem zeigen, daß Plasma aus verschiedenen Öffnungen austritt. So fand er lange pseudopodienartige Plasmafortsätze, welche besonders bei Podolampas und Blepharocysta aus der Geißelspalte austraten, um später wieder eingezogen zu werden. Ferner lassen fast alle Ceratinen, Podolampen usw. aus der Apikalöffnung ganz normalerweise Plasma austreten, und schließlich konnten bei Ceratium u. a. feine aber lange Fäden außerhalb der Zellen gefunden werden, welche aus den gewöhnlichen Poren ausgetreten sein mußten.

Dienen nun auch diese Massen — speziell die aus dem Apikalporus vordringenden — in erster Linie zur vorübergehenden Festheftung der Zellen am Substrat usw., so zeigen sie doch, daß die Peridineenzelle durch alle Öffnungen der Membran Plasma zu entsenden vermag und stützen so SCHÜTT's Annahme von der Tätigkeit des extramembranösen Plasmas beim Aufbau der Zellwand.

Geißeln.

Wenn man will, kann man auch die Geißeln als extramembranöses Plasma betrachten. Sie entspringen, wie schon erwähnt, aus der Geißelspalte und zwar unmittelbar untereinander bei den gepanzerten Formen, bei manchen Gymnodinien dagegen, welche eine stark schraubige Querfurche haben, entspringt die Quergeißel oben, die Längsgeißel weit tiefer unten, an den Schnittpunkten von Quer- und Längsfurche.

Die Quergeißel dürfte in der Querfurche und speziell zwischen den Membranflügeln nach SCHÜTT einen gewissen Schutz finden.

In Zusammenhang mit ganz besonderen wellenförmigen Eigenbewegungen (vgl. SCHÜTT) erscheinen Längs- und Quergeißel stark gebogen oder gar schraubig gerollt.

Die Quergeißel dürfte ihre Lage in der Furche in toto relativ wenig verändern, die Längsgeißel dagegen schwingt stark, sie beschreibt ungefähr einen Kegelmantel.

Durch die Kombination der Bewegungen beider Geißeln kommt dann die Vorwärtsbewegung der Dinoflagellatenzelle zustande, die meistens eine Schraubenbahn unter Rotation um die eigene Längsachse darstellt. Das apikale Ende geht dabei voran, doch kommt gelegentlich auch Rotation um die Querachse vor und schließlich findet auch abnormerweise eine Rückwärtsbewegung statt.

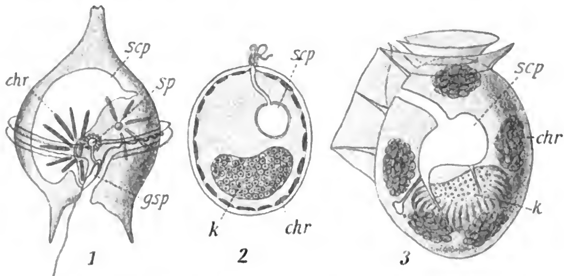


Fig. 27 n. SCHÜTT. *1 Peridinium divergens* Ehrbg. *2 Exuviaella marina* Cienk. *3 Dinophysis ovum* Schütt. *sp* Sammelpusule. *scp* Sackpusule. *gsp* Geißelspalte. *k* Kern. *chr* Chromatophoren.

So die Angaben von SCHÜTT. BÜTSCHLI dagegen glaubt, daß die Längsgeißel als Steuer, weniger als lokomotorischer Apparat diene.

Kern. Im Inhalt der Peridineenzelle fällt zunächst der Zellkern auf. Er pflegt ziemlich genau in der Zellmitte, bei den Dinophyseen in der Mitte des unteren Teiles (Fig. 27) zu liegen. Gelegentlich ist er gekrümmt und dann auch meist aus der Mitte der Zelle heraus verschoben. KLEBS sah zuerst die gleichmäßig dicken und mehr weniger parallel verlaufenden Kernfäden, welche sich durch ihren Umfang von denen der meisten niederen Organismen auszeichnen. BÜTSCHLI findet dann, daß diese Fäden wabig miteinander durch feine Leisten verbunden seien. SCHÜTT endlich glaubt in ihnen Röhren zu erkennen und weist ihre Doppelbrechung nach.

Vakuolen. Wie die Zellen höherer und niederer Pflanzen, enthalten auch diejenigen der Dinoflagellaten normale Vakuolen in wechselnder Anordnung — zumeist ziemlich peripher gelegen und von Strängen, Platten usw. des Plasmas durchzogen, das den Kern in der Mitte einschließt.

Neben diesen Vakuolen kommen diejenigen spezifisch entwickelten Organe vor, welche SCHÜTT Pusulen genannt hat. Der Einfachheit halber verwende ich diesen Ausdruck, obwohl ich mit PFEFFER u. a. einige

Bedenken hege, ob die Aufstellung einer neuen Bezeichnung unbedingt erforderlich gewesen wäre.

Die fraglichen Gebilde sind kugel- bis birnförmig, doch auch gelegentlich sehr abweichend gestaltete Hohlräume, welche mit wässeriger Lösung gefüllt und im Gegensatz zu den gewöhnlichen Vakuolen mit einer ziemlich derben und deutlich sichtbaren Hautschicht umgeben sind. Den Hauptraum bildet wohl stets die sog. Sackpusule (*scp* Fig. 27), welche mit einem oft nur schmalen Ausführungskanal in die Geißelspalte mündet (*gsp* Fig. 27, *I*). Die Sammelpusule (*sp*) ist meist kleiner, sie mündet ebenfalls durch einen Kanal in die Geißelspalte und zwar ist sie in einzelnen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich von dem Kanal der Sackpusule völlig getrennt. Die Sammelpusule wird dann noch von einer großen Schar kleiner Säckchen umgeben, welche wohl alle in sie einmünden. Das ist der Typus der Pusulen nach Schütt. Auf einzelne Abweichungen braucht nicht eingegangen zu werden.

Ziemlich evident ist, daß die Pusulen mit den pulsierenden Vakuolen der Euglenen, der Cryptomonaden usw. in Parallele zu bringen sind, die wenigstens zum Teil auch in die Geißelspalte einen Ausgang haben. Die Homologisierung dürfte auch dann noch zutreffen, wenn die Organe, wie Schütt angibt, nicht normal pulsieren, sondern nur gelegentlich wachsen oder abnehmen.

Die meisten Peridineen sind gewöhnlich braungelb bis gelbbraun; einzelne Arten sind hellgelb, andere gelbgrün, und auch Grünfärbung kommt vor, ja Schilling gibt für Gymnodinium aeruginosum eine blaugrüne Farbennuance an. Daneben kommen farblose Arten und Gattungen vor und hier wie bei Euglenen u. a. dürfte dieselbe Spezies bald farbig, bald farblos auftreten können (z. B. Ornithocercus). *Färbung.*

In vielen farblosen oder wenig gefärbten Formen konnte Schütt trotzdem Chromatophoren sicher nachweisen, und solche sind natürlich bei allen gefärbten Gattungen und Arten als die ausschließlichen Träger der Chromophylle unschwer zu erkennen, sobald man nur die betreffenden Objekte im frischen, lebenden Zustand untersucht.

Die Chromatophoren geben an Wasser einen braunroten Farbstoff ab (Schütt's Phykopyrrin), der als Chlorophyllderivat angesprochen wird, weil er die Absorption im Rot zeigt. Sodann extrahiert Alkohol leicht das portweinrote Peridinin (vielleicht dem Xanthophyll vergleichbar) und schließlich noch das Chlorophyllin (gelbgrün und mit dem eigentlichen Chlorophyll sehr nahe verwandt). Nach Schillings Angaben scheint bei dem oben genannten Gymnodinium aeruginosum noch ein blauer Farbstoff zugegen zu sein.

Daß diese Farbstoffe, die immerhin noch wesentlich genauerer chemischer Prüfung und Isolierung bedürfen, durch Auftreten in wechselnden Mengen zahlreiche Nuancierungen bedingen können, ist ohne weiteres klar, und auf Grund der gewonnenen Erfahrungen darf man vielleicht annehmen, daß die vereinzelten roten Peridineen kein Florideenrot besitzen, sondern eine Mischung obiger Farbstoffe.

Die früher angenommene Identität des Peridineen- und des Diatomeenfarbstoffes existiert nicht; beide sind wesentlich verschieden, und schon in größeren Anhäufungen von Peridineen kann man nach Schütt makroskopisch einen mehr braunroten Farbenton wahrnehmen gegenüber dem der Diatomeen, der mehr ledergelb ist.

Die Chromatophoren der Peridineen sind empfindlicher gegen Störung von außen her als die irgend einer anderen Pflanzenzelle, sie zeigen bei

Präparation, Konservierung und sonstigen Störungen leicht Kontraktion und Ortsveränderungen. An unverletztem Material aber erkennt man, daß die Farbstoffträger keine andere Lagerung haben als in Algenzellen auch; d. h. sie liegen an der Peripherie ausgebreitet (Fig. 27, *2*), nur gelegentlich rücken sie auch in die Zellmitte vor und umgeben den Kern.

Die Form der Chromatophoren ist eine wechselnde, die Zerteilung in zahlreiche runde oder mehr weniger stark gelappte Scheibchen oder Stäbchen überwiegt fast überall.

Nicht selten, z. B. bei Podolampas, sind nach SCHÜTT die Chromatophoren strahlig um ein Zentrum geordnet, das selber aus farblosem Plasma besteht; um dieses Zentrum ziehen sie sich unter mancherlei (oft ungünstigen) Bedingungen zusammen zu großen Ballen oder Klumpen. Ob hier ähnliche Dinge vorliegen wie bei manchen Diatomeen, bleibt abzuwarten.

Ob Pyrenoide event. den Zusammenhang bedingen, wird nicht erwähnt.

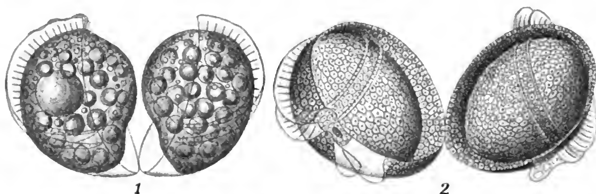


Fig. 28 n. SCHÜTT. *Phalacroma vastum* Schütt. Zellteilung. *1* Inhalt der Zellen. *2* Panzer.

SCHÜTT sah bei einigen Formen die Chromatophoren in einem bruchsackartigen Körper aus der Geißelspalte hervortreten.

Ernährung. Von den Chromatophoren leitet SCHÜTT dann auch unter Vermittelung von Leukoplasten diejenigen Organula her, welche er Fettbildner (Lipoplasten) nennt. Das sind plasmatische Hüllen, welche die in den Zellen gebildeten Fettmassen umschließen. Wie weit die Ableitung SCHÜTTS richtig ist, vermag ich nicht ganz zu übersehen.

SCHÜTT spricht als Reservesubstanz der Peridineen das Fett resp. Öl an, das in verschiedenster Form fast überall auftritt, wie der genannte Autor das im einzelnen schildert. Nach Stärke suchte neuerdings SCHÜTT vergeblich. Dagegen geben andere Autoren Stärke an, z. B. BERGH, BÜTSCHLI, KLEBS usw. Die Färbung durch Jod war meistens eine rein blaue, doch kommen gelegentlich auch etwas abweichende Nuancen vor.

Nach den genannten Autoren ständen die Stärkekörner in keinem morphologischen Zusammenhange mit den Chromatophoren, sondern würden im farblosen Teil des Plasmas gebildet (von Leukoplasten?). Eine indirekte Bestätigung dieser Angaben finde ich bei SCHÜTT selber, welcher für Heterocapsa Pyrenoid und Amylumherd (s. seine Figurenerklärung) abbildet. Auch hier liegt das Pyrenoid zentral, von den Chromatophoren gesondert. Wie weit sonst noch Pyrenoide vorkommen, übersehe ich nicht ganz.

Die Zellen der Peridineen führen noch mancherlei besondere Körper, z. B. rot gefärbte Ölmassen, schwarze Klumpen usw. Auf diese gehe ich nicht ein und verweise auf SCHÜTT.

Bei einer Anzahl von Peridineen ist ein Augenfleck (Stigma) vorhanden, und SCHÜTT beschreibt sogar für einige Fälle die Kombination einer dunkelfarbigen Masse mit einem hellen linsenähnlichen Körper.

Ein Teil der farblosen Peridineen dürfte sich saprophytisch ernähren, einige aber nehmen feste Nahrung zu sich.

SCHILLING schildert speziell für Gymnodinium hyalinum die Aufnahme von Chlamydomonaden. Die Zellen verlieren die Geißel, werden amöboid, und nehmen nun in der Art von Amöben die Chlamydomonaszellen auf, welche sie zum Teil verdauen. Der Rest wird ausgestoßen.

Auch für andere Gymnodinien, die ja alle nackt sind, wurde bereits von anderen, teils älteren, teils neueren Autoren (z. B. von DANGEARD) tierische Lebensweise angegeben und SCHILLING fand sogar in den behäuteten Zellen des Glenodinium edax feste Nahrung. Sie scheint während einer Häutung der Zelle aufgenommen zu werden, indes ist sicheres darüber nicht bekannt.

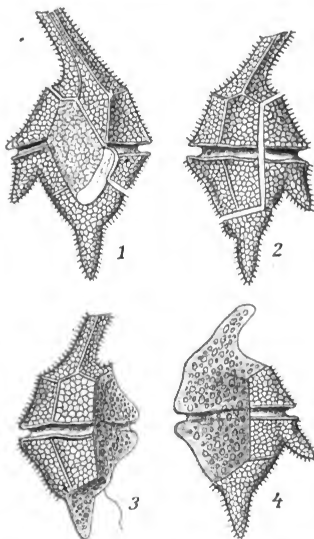


Fig. 29 n. SCHILLING, etwas nach LAUTERBORN modifiziert. *1, 2* Das schräge Aufreißen des Panzers. *3, 4* Ergänzung der Zellhälften. Am Gürtel Beginn der Panzerung.

Zellteilung.

Die Zellteilung der Peridineen ist leider noch mangelhaft untersucht; am übersichtlichsten verläuft sie bei den Dinophyseen. Hier entsteht in der Sagittalebene eine ringförmige Einschnürung, welche gegen die Zellmitte hin fortschreitet. Das führt endlich zur Bildung zweier Plasmaportionen, welche zunächst noch gegeneinander gepreßt sind. Bald lösen sich aber auch (Fig. 28, *1*) die Panzerhälften in der Sagittalnaht und die Tochterzellen runden sich an ihren freien Flächen ab resp. nehmen die für ihre Spezies charakteristische Form an. Eine dünne Haut wurde wohl schon zeitig gebildet, die Herstellung der Panzerplatten beginnt aber erst, wenn die Zelle ihre normalen Umrisse erlangt hat, oder, wenn nicht alle Teile derselben gleichzeitig fertiggestellt werden, an den Orten, an welchen bereits die definitive Form der Zelle erreicht war.

Die Teilung der Prorocentricae ist, soweit die Beobachtungen reichen, eine Teilung in der Gürtel-Linie resp. Ebene. Hier erhält also ebenso wie bei den Dinophyseen jede Tochterzelle einen halben Panzer der Mutterzelle.

Bei den Ceratien ist die Gürtellinie nicht die Teilungsebene, vielmehr reißen die Platten in einer zur Längsachse schrägen Richtung auseinander,

wie das Fig. 29, *2* wiedergibt. Es ist sofort ersichtlich, daß auf jede Tochterzelle sowohl Platten aus der oberen wie auch aus der unteren Hälfte des Panzers („prä- und postäquatoriale") kommen. Zu diskutieren, welche das im einzelnen seien, ist, wie mir scheint, hier von relativ geringem Interesse.

Der Sprengung des Panzers, welche in den Vormittagsstunden zu erfolgen pflegt, ist nachts eine Kernteilung vorausgegangen; welche bei dem fädig-wabigen Aufbau des Nukleus eigenartig verläuft. LAUTERBORN schildert sie eingehender; in Kürze läßt sie sich vielleicht als ein Mittelding zwischen Mitose und Amitose bezeichnen.

Die Kernspindel, wenn man von einer solchen reden darf, stellt sich in der Zelle schräg, und senkrecht zu ihr — wiederum etwa 45° gegen die Längsachse geneigt — beginnt eine Einschnürung des Plasmas, meist vom unteren Ende her, welche endlich zur völligen Trennung führt.

Doch haften die Schwesterzellen noch lange aneinander, sie lösen sich erst los, wenn beide sich selbständig zu bewegen imstande sind und wenn überhaupt die Ausgestaltung derselben annähernd vollendet erscheint. Diese und die Ergänzung der fehlenden Hälften ist aus den Figuren ohne weiteres ersichtlich. Erst wenn sie bereits ziemlich weit vorgeschritten ist (etwa auf dem in Fig. 29, *3*, *4* wiedergegebenen Stadium), beginnt die Panzerung und zwar von dem Gürtelbande her. Hier sind die neuen Zellteile bereits ausgewachsen zu einer Zeit, wo die Hörner noch Verlängerungen erfahren.

Über die Zeit der Entstehung neuer Geißeln finde ich keine Angaben. Die alten Cilien funktionieren auch während der Teilung in allen erwähnten Fällen. die Zellen kommen also nicht zur Ruhe.

Für viele andere Dinoflagellaten ist die Teilung völlig unbekannt.

Schwärmer. Diesen einfachen Teilungen gegenüber stehen Schwärmerbildungen, welche sich wohl immer vollziehen, während die Mutterzelle (für längere oder kürzere Zeit) unbeweglich liegt.

Bei solchen Vorgängen handelt es sich vielfach um einfache Häutung, z. B. bei Glenodinien, Peridinien, Heterocapsa usw. Nach KLEBS erfolgt dieselbe in Zusammenhang mit ungünstigen äußeren Verhältnissen (in Objektträgerkulturen usw.). Das Plasma zieht sich nach SCHÜTT z. B. bei Peridinium ovatum von der Membran etwas zurück und scheidet eine zusammenhängende, nicht strukturierte Hülle aus. Dann aber wird der Panzer gesprengt und zwar bei manchen Arten (Heterocapsa usw.) unter Aufreißung des Gürtelbandes (Fig. 30, *1*), bei anderen (Peridinium spec.) unter Sprengung der Plattennähte an einer beliebigen Stelle (Fig. 30, *9*). Schließlich wird auch die weiche Hülle zerrissen und der Plasmainhalt tritt als nackte Zelle heraus, welche meistens sofort die typische Peridineenform hat oder doch bald erhält (Fig. 30, *2*). In diesem Zustande bewegt sie sich meistens nur kurze Zeit, dann umgibt sie sich mit Membran resp. Panzer (Fig. 30, *3*).

In anderen Fällen liefert eine Mutterzelle mehrere Schwärmer. Zwecks Bildung derselben kontrahiert sich auch hier der Zellinhalt und entwickelt eine mehr oder weniger derbe Hülle, sodann wird er (bei manchen Peridinium-Arten, bei Gonyaulax usw.) aus der Mutterzelle ausgestoßen (Fig. 30, *9*) und nun erst beginnt eine Teilung (Fig. 30, *6*, *7*), die zwei oder mehrere Schwärmer liefert. Letztere verlassen schließlich die Hülle (Fig. 30, *8*).

Bei gewissen Peridiniumarten (Fig. 30, *4*, *5*) u. a. beginnt der Teilungsprozess schon in der Mutterzelle und wird fortgesetzt, nachdem die Masse aus dem Panzer entlassen ist.

Die erwähnten Teilungen verlaufen nicht immer gleich, sie erfolgen vielfach in der Längsrichtung, bisweilen aber auch quer oder schräg.

Die für die Gymnodinien bekannten Cysten entsprechen wohl den mit Hülle umgebenen Kugeln usw., die wir soeben beschrieben, nur ist die Haut derber und Teilung erfolgt erst nach längerer Ruhe.

Auf die von Schilling für Glenodinium beschriebenen Cysten weise ich nur hin, und ebenso erwähne ich nur kurz die Gallertsporen, welche Schütt abbildet (Fig. 30, *10*). Offenbar hat sich der Inhalt einer Zelle mehrfach geteilt. Die Tochterzellen werden durch Gallerte zusammengehalten, welche die Mutterzellen gesprengt hat.

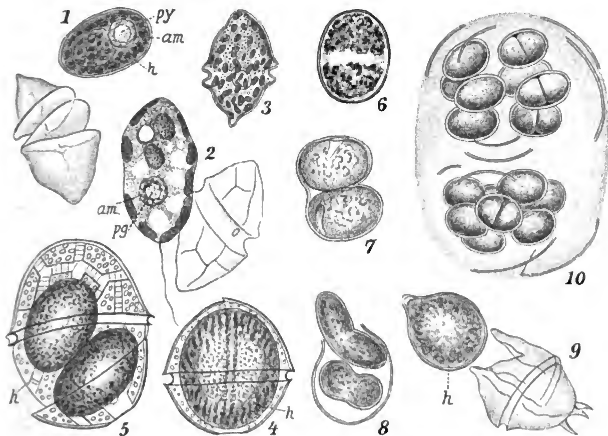


Fig. 30. *1—3 Heterocapsa triquetra* Stein n. Schütt. *4, 5 Peridinium tabulatum* n. Klebs. *6—8 Peridinium acuminatum* Ehrbg. n. Schütt. *9 Per. spiniferum* Clap. et Lachm. n. Schütt. *10* Gallertsporen n. Schütt. *h* Hülle. *py* Pyrenoid. *am* Stärke.

Was aus derartigen Cysten wird, ist nicht bekannt; die nächstliegende Vermutung scheint mir zu sein, daß sie später direkt zu Schwärmern werden — vielleicht stellen sie ja nur Hemmungsbildungen derselben dar.

Die Dauerzellen der Ceratien, welche u. a. Schilling und Folgner beschreiben, entstehen wiederum durch die bekannte Kontraktion mit nachfolgender Hüllbildung (Fig. 31). Hier aber soll später die Cyste direkt zu einer neuen Zelle heranwachsen, nachdem die alte Membran und die dicke Hülle gesprengt wurden. Die Beobachtungen scheinen mir nicht ganz vollständig. Schließlich liegen noch eine Anzahl Angaben von älteren Autoren sowohl, als auch von Schilling vor, wonach Peridineen sich in closteriumähnliche gehörnte Cysten umwandeln, aus welchen späterhin wieder normale Zellen hervorgehen. Die Angaben sind noch lückenhaft und scheinen mir um so mehr der Klärung zu bedürfen, als Schütt eine Pyrocystis Lunula beschreibt und abbildet, deren closteriumähnliche Zellen typische Gymnodinia-Schwärmer bilden. *Dauerzellen.*

Über eine etwaige Sexualität der Peridineen ist irgend etwas sicheres nicht bekannt.

Alle Angaben über Kopulationen, sowie auch über die vorhin besprochenen Cystenbildungen beruhen auf gelegentlichen Beobachtungen der verschiedensten Autoren, — darüber geben die zitierten Schriften

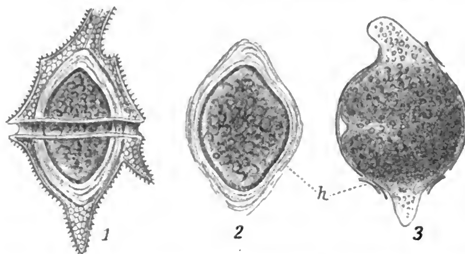


Fig. 31 n. SCHILLING. *Ceratium cornutum.* *1* Dauerzelle in der Mutterzelle. *2* Dies. isoliert. *3* Dies. keimend. *h* Hülle.

Auskunft. Leider gelang es bei der großen Empfindlichkeit der Peridineen niemals, eine systematische Untersuchung durch regelrechte Kultur herbeizuführen.

Literatur.

BÜTSCHLI, O., Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten u. d. Noctiluca. Mit einem Beitrage v. ASKENASY. Morpholog. Jahrb. 1885. **10.** p. 529.

—— Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. des Tierreichs. **1.**

DANGEARD, P. A., La nutrition animale des Péridinées. Le Botaniste 1892. **3.** p. 1.

FOLGNER, O., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte einiger Süßwasser-Peridineen. Österr. bot. Zeitschr. **49.** p. 81.

KLEBS, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen 1883. **1.** p. 233.

—— Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. Bot. Zeitg. 1884. **42.** p. 721.

—— Über die Organisation und die systematische Stellung der Peridineen. Biol. Zentralbl. 1885. **4.** p. 705.

—— Flagellatenstudien s. S. 16.

LAUTERBORN, R., Kern- und Zellteilung bei Ceratium hirundinella (O. F. M.) 1898. Diss. Heidelberg.

POUCHET, Contributions à l'histoire des Cilioflagellées. Journ. de l'anat. et de la phys. p. ROBIN et POUCHET 1883. **19.** p. 399.

—— Nouv. contrib. à l'hist. des Péridiniens marins. Daselbst 1885. **21.** p. 28. **21.** p. 525.

SCHILLING, J. A., Die Süßwasser-Peridineen. Flora 1891. Auch Diss. Basel.

—— Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9.** p. 199.

—— Kleiner Beitrag zur Technik der Flagellatenforschung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1891. **8.** p. 314.

SCHÜTT, F., Sporenbildung mariner Peridineen. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5.** p. 364.

—— Die Peridineen der Planktonexpedition. I. Teil. Ergebnisse d. Planktonexpedition. **4.**

—— Peridineen. In Engler-Prantl. nat. Pfl.-Familien. **1,** 1^b.

—— Zentrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsh. Jahrb. 1899. **33.**

—— Sulla formatione scheletrica intracellulare di un Dinoflagellato. Neptunia 1891. **1.**

—— Die Erklärung des zentrifugalen Dickenwachstums der Membran. Bot. Zeitg. II. 1900.

VI. Acontae (Zygophyceae).

So oft man Diatomeen und Conjugaten getrennt, so oft hat man sie auch wieder vereinigt. Die Diskussion über die Verwandtschaft beider Gruppen ist bis auf den heutigen Tag nicht beendigt. Ich glaube bestimmt, daß sie zusammen gehören und werde das im Kapitel über die Verwandtschaften, wie auch durch die in den folgenden Zeilen vorgenommene Gruppierung etwas näher zu begründen versuchen. An eine sehr nahe Verwandtschaft der Peridineen mit den Diatomeen glaube ich nicht; demgemäß scheint es mir erwünscht, für die Gruppe, welche nur Conjugaten und Diatomeen einschließen soll, einen Namen zu finden. Um nicht zu viel des Neuen zu geben, schließe ich mich an BLACKMAN an. Dieser Autor nennt unter Hinweis auf die Heterocontae der nordischen Forscher (S. 18) die Conjugaten allein neuerdings Acontae. Das erscheint unnötig, dagegen kann man jenen Begriff wohl erweitern und Diatomeen wie Konjugaten gemeinsam so nennen. Gangbar wäre auch wohl der Name Zygophyceae, der mehrfach verwandt wurde. Wer das zuerst tat, ist mir nicht bekannt.

Tatsächlich kennen wir keinen einzigen Vertreter dieser beiden Gruppen, welcher in irgend einer Entwickelungsperiode Geißeln bildete. Die generativen Zellen sind überall bewegungslos, die vegetativen besorgen die Lokomotion ohne Cilien. Bekundet das schon bis zu einem gewissen Grade Verwandtschaft, so wird diese noch weiter erwiesen durch die Formalitäten, unter welchen sich der Sexualakt abspielt. In den typischen Fällen nähern sich behäutete Zellen paarweise und entlassen je einen oder je zwei nackte, aber nur passiv bewegliche Gameten, die zur Zygote verschmelzen.

Als Beweis für die Zusammengehörigkeit beider Familien mag auch noch die häufig vorhandene Zweischaligkeit erwähnt sein, doch lege ich meinerseits darauf keinen besonderen Wert.

Conjugaten und Diatomeen unterscheiden sich durch den Zellenbau.

Die **Conjugaten** führen Zellulosemembran, die speziell bei den Desmidiaceen aus zwei Hälften besteht. Die mannigfaltig gestalteten Chromatophoren sind rein grün, sie besitzen fast alle Pyrenoide und bilden Stärke.

Die **Diatomeen** sind ausgezeichnet durch Einlagerung von Siliciumverbindungen in die zweischalige Membran. Ihre Chromatophoren sind gelb und bilden in der Regel Öl. Pyrenoide fehlen häufig.

a. Conjugatae.

Ein wenig von früheren Einteilungen (bei DE BARY, WILLE u. vielen anderen) abweichend, unterscheiden wir unter den Conjugaten drei Gruppen, fügen aber schon hier hinzu, daß eine absolut scharfe Trennung kaum

möglich ist. Das gibt sich ja auch in der vielfach wechselnden Anordnung zu erkennen, welche die verschiedenen Autoren gewählt haben.

1. **Mesotaeniaceae.** Einzelzellen mit einfacher Membran, Chromatophoren stern-, platten- oder bandförmig. Kopulation wechselnd; entweder vereinigen sich zwei Zellen ohne wesentliche Kontraktion des Inhaltes oder jede Zelle bildet zwei Gameten, welche mit denen einer anderen Zelle kopulieren. Vier Keimlinge aus einer Zygote. Mesotaenium, Spirotaenia, Cylindrocystis.

2. **Zygnemaceae.** Einreihige, unverzweigte Fäden, welche wenigstens bei der Keimung ein primitives Rhizoid bilden. Zellwand einfach. Chromatophoren wie bei den Mesotaeniaceen. Aus den kopulierenden Zellen entsteht je ein Gamet, welcher sich unter starker Kontraktion, häufig auch unter Abscheidung von Plasmamasse usw. mit dem der Nachbarzelle vereinigt. Kopulationskanal meistens mit fester Wandung. Aus jeder Zygote geht ein Keimling hervor: Debarya, Spirogyra, Sirogonium, Mougeotia, Mesocarpus, Genicularia, Gonatozygon.

3. **Desmidiaceae.** Einzelzellen oder lose zusammenhängende Fäden, ohne Rhizoide. Zellen meistens in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürt. Zellwand aus zwei getrennten Schalenhälften, zuweilen unter Gürtelbandbildung, zusammengesetzt. Chromatophoren vielfach aus verschiedenartig kombinierten Platten bestehend. Kopulationskanäle meistens rasch verschleimend. Kopulation erfolgt unter starker Kontraktion der Gameten. Eine oder zwei Gameten aus jeder kopulierenden Zelle. Zwei Keimlinge aus der Zygote.

Die Conjugaten sind mit wenigen Ausnahmen Kosmopoliten des Süßwassers; nur gelegentlich dringen sie ins Brackwasser vor, immerhin konnte ich Spirogyren noch in Salzwasser von $^1/_2$—$^3/_4$ % nachweisen. Strömendes, überhaupt bewegtes Wasser wird im allgemeinen gemieden (Ausnahme u. a. Spirogyra fluviatilis), und so sind kleinere Gewässer, Gräben, Tümpel, Moor- und Hanflöcher, Altwässer usw. die Fundorte für Conjugaten, ohne daß damit ruhige Buchten von Landseen usw. ausgeschlossen wären. Die Desmidiaceen bevorzugen flache Torfgewässer, sie finden sich dort in und auf dem Bodenschlamme, oder aber sie hängen zwischen Wassermoosen, Algen und ähnlichen Pflanzen nahe an der Oberfläche.

Die Fadenformen besitzen zwar bei der Keimung ein Rhizoid, aber sie machen kaum Gebrauch von demselben und schwimmen meist zu „Watten" und „Wolken" vereinigt im Wasser. Je nach den Witterungsverhältnissen sinken sie dann auf den Boden oder werden an die Oberfläche emporgehoben. Besonders bei intensiver Besonnung produzieren sie so reichlich Sauerstoff, daß dieser, zu Blasen vereinigt, die Massen emporhebt. So findet man denn in den ersten Frühlingstagen nicht selten Gräben und Tümpel von einer dichten Spirogyrendecke überzogen, welche durch jene Blasen schwimmend erhalten wird.

Eine Anzahl von Conjugaten, speziell Mesotaeniaceen, leben auf dem Lande: auf nassem Moorboden, auf überrieselten oder betropften Felsen der Gebirge usw. Das sind fast immer einzellige Formen, welche durch reichliche Gallertmassen zu hellgrünen bis fast schwarzen Polstern vereinigt werden.

Die grundlegende Bearbeitung der Conjugaten ist diejenige de Bary's. Nägeli's u. a. Befunde gingen ihr vorauf, zahlreiche andere Beobachtungen folgten. Sie sollen im Text erwähnt werden.

1. Mesotaeniaceae.

Diese Familie, welche bereits oben kurz gekennzeichnet wurde, scheint mir die einfachste zu sein und am leichtesten das Verständnis der ganzen Conjugatengruppe zu erschließen. Ich rechne hierher Spirotaenia, Mesotaenium und Cylindrocystis als Typen. Vielleicht schließen sich andere Formen an.

Die genannten Algen besitzen isolierte, kurz zylindrische Zellen mit stark vorgewölbten resp. abgerundeten Enden — großen Bakterien-Kurzstäbchen vergleichbar (Fig. 32).

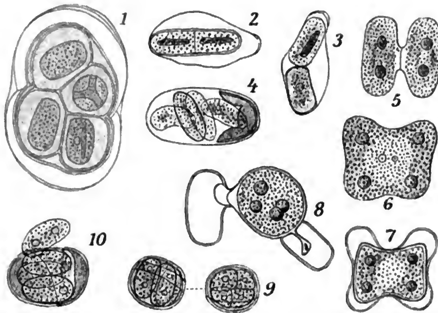


Fig. 32 n. DE BARY. *1 Mesotaenium Braunii* de Bary. *2—4*, *9* u. *10 Mesot. chlamydosporum* de Bary. *5—8 Cylindrocystis Brebissonii* Ralfs.

Schon nach DE BARY's Zeichnungen war einigermaßen wahrscheinlich, daß die Zellwand der obengenannten Gattungen ringsum völlig gleichmäßig sei, d. h. aus einem, nicht aus mehreren Stücken bestehe. HAUPTFLEISCH wies das dann direkt für Spirotaenia nach und LÜTKEMÜLLER bestätigte seine Angaben noch an einigen anderen Formen. *Zellenbau.*

Die äußersten Schichten der Membran verquellen zu Gallertmassen, welche bald homogen sind, bald Lagen verschiedener Dichtigkeit aufweisen. Nicht selten tritt die periphere Gallertschicht (Fig. 32, *1—4*) besonders scharf hervor.

Da nach erfolgter Zellteilung die alten Membranen erhalten werden, bleiben die Tochterzellen in Verbindung (Fig. 32, *1*) und die verschiedenen Zellgenerationen erscheinen in die Gallertwände der älteren eingeschachtelt, wie das ja bei Cyanophyceen, Protococcoideen u. a. hinreichend bekannt ist.

Die Chromatophoren der einkernigen Zellen gleichen denen von Mesocarpus, Spirogyra oder Zygnema (s. unten), nur sind die Bänder von Spirotaenia links gewunden, während Spirogyra rechts „windet“.

Bei manchen Arten, wie Mesotaenium violascens, und dem wohl auch

hierher gehörigen Ancylonema Bergg enthält der Zellsaft Farbstoffe mehr oder weniger reichlich gelöst.

Fortpflanzung. Die Zellteilung erfolgt durch Bildung einer einfachen Querwand (Fig. 32, *2*), welche sich bald spaltet. Gleichzeitig wölben sich die beiden Hälften vor (Fig. 32, *3*) und damit wird die Trennung der Tochterzellen vollzogen. Diese hängen nur noch durch die verquellenden und sich abhebenden Membranschichten der Mutterzelle zusammen.

Dies ist der einzig bekannte Modus ungeschlechtlicher Vermehrung bei den Mesotaeniaceen.

Die geschlechtliche Vermehrung erfolgt bei Cylindrocystis crassa, C. Brebissonii u. a. dadurch, daß sich zwei Zellen, die von vegetativen nur durch ihren größeren Gehalt an Reservestoffen unterschieden sind, unterstützt durch Schleim und schleimige Absonderungen, nebeneinander legen (Fig. 32, *5*). Die Längsachsen der beiden zunächst nur äußerlich vereinigten unbeweglichen Zellen können parallel zueinander liegen (Fig. 32, *5*), oder auch — mit mancherlei Übergängen und Zwischenstufen — zueinander senkrecht stehen. Die parallele und die gekreuzte Stellung, wie sie kurz genannt sein mögen, fand de Bary an ein und derselben Spezies.

Nunmehr wird aus der Mitte jeder Zelle ein Fortsatz getrieben, diese stoßen aufeinander (Fig. 32, *5*) und die trennenden Querwände werden aufgelöst. Der Zellinhalt beider Zellen vereinigt sich und gleichzeitig wird der ursprünglich ziemlich enge Kopulationskanal derartig erweitert, daß, von der Seite gesehen, eine fast vierkantige Zelle (Fig. 32, *6*), resultiert. Diese letztere stellt die Zygote dar, welche mit einer derben, mehrschichtigen Membran umgeben wird (Fig. 32, *7*). Dabei findet unter Schleimbildung und geringer Umrißänderung der Zygote eine Abhebung der ältesten Membranschichten statt (Fig. 32, *7*). De Bary macht ausdrücklich darauf aufmerksam, daß dieser Prozeß nur in der Membran sich abspiele und mit den später zu erwähnenden Vorgängen bei Mesocarpeen nichts zu tun habe.

Mit dem soeben geschilderten Zygotenbildungsprozesse scheint es bei vielen Mesotaeniaceen sein Bewenden zu haben, und auch bei Cylindrocystis kann die Sache damit erledigt sein. Doch fand de Bary, daß z. B. bei Cylindrocystis Brebissonii nicht bloß dieser Modus eingehalten wird, sondern daß daneben auch (Fig. 32, *8*) die noch relativ junge Zygote aus den alten Membranen ausschlüpfen und erst dann, nach Abrundung, eine derbe Membran bilden kann.

Ganz anders aber verhalten sich zum mindesten einige Spirotaenia-Arten. Archer berichtet, daß Spirotaenia condensata Bréb. (Fig. 33) je zwei Zellen in parallele Lage zueinander bringt und sie dann wohl durch Schleim verbindet. Nunmehr erfährt jede Zelle eine Querteilung (Fig. 33, *1*) und die Tochterzellen runden sich ab. Ist das geschehen, dann verquellen die Muttermembranen so vollständig, daß sie fast unsichtbar werden. Die gerundeten Zellen aber erhalten eine gewisse Bewegungsfreiheit; unter Bildung von Fortsätzen rücken die ungleichnamigen paarweise gegeneinander (Fig. 33, *2*) und verschmelzen dann zu einer Zygote (Fig. 33, *3*), welche eine ganz charakteristische Haut (Fig. 33, *4*) erhält (s. unten).

Archers interessante Angaben haben, soweit ich sehe, keine genügende Beachtung gefunden. Berthold beschreibt später, ohne Archers etwas versteckte Arbeit zu kennen, die Kopulation der nämlichen[1]) Spirotaenia aus den Ardennen genau in derselben Weise; danach ist an der Richtigkeit

[1]) Nach brieflicher Mitteilung.

der ganzen Befunde um so weniger zu zweifeln, als LÜTKEMÜLLER dasselbe für Spirotaenia obscura angibt.

Nicht alle Spirotaenien dürften indes nach diesem Schema kopulieren. Spirotaenia truncata Arch. bildet nur eine Zygote, deren Entstehung nicht genau angegeben wird.

Überhaupt bedarf die geschlechtliche Fortpflanzung der Mesotaenien noch sehr der Klärung, spricht doch ARCHER, ohne daß ich freilich seine Angaben klar zu übersehen vermöchte, davon, daß Cylindrocystis Brébissonii nach zweierlei ganz verschiedenen Modalitäten seine Zygoten erzeuge.

Erst weitere Untersuchungen werden zeigen müssen, inwieweit die recht verschiedenen Formen der Kopulation sich einheitlich auffassen lassen, aber schon hier sei bemerkt, daß sie in ihrer Mannigfaltigkeit an die Kopulationsprozesse der Diatomeen erinnern.

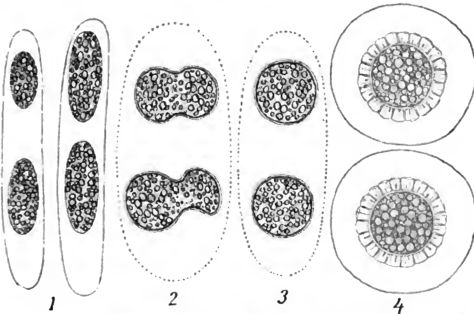


Fig. 33. *Spirotaenia condensata* (BRÉB.) n. ARCHER.

Wie bei den später zu besprechenden Zygnemaceen dürfte auch bei den Mesotaenien Parthenogenesis (als Apogamie) vorkommen. HALLAS beschreibt eine Form, welche sich bezüglich der Parthenosporenbildung ebenso verhält wie Spirogyra mirabilis. Da diese Sporen aber zwei bis drei oder gar vier Keimlinge bilden, möchte ich sie nicht mit HALLAS zu Zygnema, sondern zu den Mesotaenien rechnen.

Die Angaben über die Membran der Zygoten sind gering, für Cylindrocystis darf man wohl den später zu beschreibenden Bau der Zygnemaceen annehmen.

Dagegen ist der Bau der Sporenmembran bei Spirotaenia nach ARCHER und besonders nach BERTHOLD ein anderer. Hier sind die jungen Zygoten bald nach der Kopulation von einer kutikularisierten bräunlichen Membran umgeben. Außerhalb derselben wird eine stark lichtbrechende bläuliche Masse erkennbar und innerhalb dieser differenzieren sich die in Fig. 33, *4* gezeichneten Waben, wie das BERTHOLD im einzelnen beschreibt. Die Wabenwände sind später kutikularisiert.

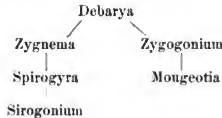
BERTHOLD hebt wohl ganz richtig hervor, daß bei der Zygotenbildung zweifellos Plasma außerhalb der eigentlichen Zygote zurückbleibe, ein Grund mehr, nicht bloß die Membranbildung bei den Zygoten einer

erneuten, auf viele Gattungen ausgedehnten Untersuchung zu unterwerfen, sondern überhaupt die eventuellen Substanzausscheidungen während, vor und nach dem Kopulationsakte der Gameten von neuem zu studieren. Vielleicht ergibt eine solche Untersuchung auch eine einheitliche Erkenntnis der Zygoten-Membranbildung für alle Conjugaten, die heute noch fehlt.

Die Keimung erfolgt bei den Mesotaenien dadurch, daß der Inhalt der Zygote in vier Teile zerfällt, welche häufig, aber durchaus nicht immer vier parallel nebeneinander liegende Zellen darstellen. Diese werden frei durch Sprengung der derben, braunen Membran (Fig. 32, *9*, *10*, *4*) und vermehren sich durch Teilung in der oben beschriebenen Weise, bis aus irgend einem Grunde wieder die Sexualität in ihre Rechte tritt.

2. Zygnemaceae.

Wir ordnen mit dem Hinweis auf spätere Begründung die wichtigsten Gattungen der Zygnemaceen in folgender Weise:



Vegetationsorgane.

Die Vertreter unserer Familie besitzen stets Fadenform. Die Fäden sind einreihig und unverzweigt, nur ganz ausnahmsweise werden kurze Äste angegeben.

Obwohl bei der Keimung Rhizoiden überall angedeutet werden, wie noch gezeigt werden soll, kommt doch eine ausgiebige Bildung von Haftorganen nicht vor; nur bei Mougeotia z. B. treiben einzelne Zellen nach de Bary lappige Haftfortsätze, und höchstens festsitzende Formen, wie Spirogyra fluviatilis u. a., bilden Haftorgane stärker aus. Borge konnte demonstrieren, daß neben manchen anderen Beeinflussungen der Außenwelt besonders Kontaktreize die Rhizoidbildung an den untersten Zellen auslösen; sowohl an der eben genannten Form als auch an manchen anderen Spezies, welche im Freien selten mit diesen Organen gefunden werden.

Haben die Fäden eine gewisse Länge erreicht, so findet häufig ein Zerbrechen derselben statt, welches bald zur Bildung mehrzelliger Stücke, bald zur völligen Isolierung der Einzelzellen führt.

Mag aber der Faden in größere oder kleinere Teile zerfallen, immer haben diese Prozesse in erster Linie für die Vermehrung des fraglichen Gewächses eine Bedeutung, denn jede isolierte Zelle kann zu einem neuen Faden auswachsen.

Außerdem können durch eine Zersprengung kranke und tote Glieder des Fadens abgestoßen werden usw.

Benecke, welcher die Vorgänge eingehender studierte, nachdem schon von älteren Beobachtern mehrfach darauf hingewiesen war, unterscheidet zunächst wohl mit Recht einen langsamen Zerfall, der auch häufig ohne sichtbaren äußeren Grund sich abspielt, und ein plötzliches Zersprengen der Fäden, bei welchem die einzelnen Zellen nicht selten mit scharfem Ruck „auseinander sausen". Das letztere erfolgt meist auf Einwirkungen von außen her, und Benecke zeigte, daß es hierbei fast immer auf Tötung oder Schwächung einzelner Zellen im Fadenverbande ankommt. Letzteres kann durch intensive Beleuchtung oder starke Erwärmung von Einzelzellen, durch partielle Vergiftung usw. erzielt werden. Im natürlichen Verlaufe der Dinge wirkt selbstverständlich das Absterben einzelner Zellen aus unbekannten Gründen ebenso. *Fadenzerfall.*

Während der langsame Zerfall bei allen Zygnemeenfäden wahrgenommen wird und besonders bei Genicularia und Gonatozygon vorzukommen scheint, bilden manche Mougeotia-Arten ein besonders gutes Beispiel für die rapide Zerfällung der Fäden in kurze Stücke. Doch kann dieselbe auch bei Spirogyren erzielt werden.

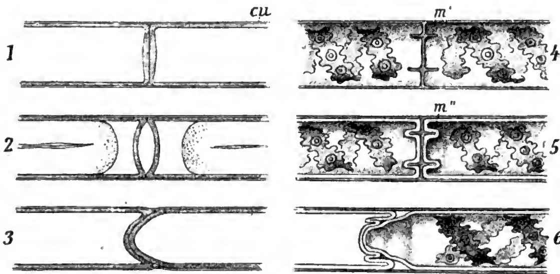


Fig. 34. *1—3 Mougeotia*, Schema des Fadenzerfalles n. Benecke. *4, 5 Spirogyra*, Schemata der Faltenbildung. *6* Ausstülpung der Falten n. Cohn. *cu* Cuticula. *m', m''* Membranlamellen.

Der Mechanismus ist zunächst bei Mougeotia ein sehr einfacher. Die Zellwand besteht aus einer äußeren Schicht, welche wir einmal der Kürze halber Cuticula (*cu*) nennen wollen, darunter liegt die gewöhnliche Zellulosemembran. Die Querwände, ursprünglich einfach, spalten sich sehr zeitig (Fig. 34, *1*) in zwei Lamellen, welche nicht selten in der Mitte etwas verdickt erscheinen. Daß diese Lamellen schließlich nur noch lose aneinander liegen, ergibt die Plasmolyse, durch welche sie voneinander abgehoben werden (Fig. 34, *2*). Die Zellen des Fadens hängen also nur durch die Cuticula zusammen; reißt diese an der Verbindungsstelle, so müssen die Zellen sich voneinander lösen. Die Ursache aber für das Reißen der Cuticula kann einfach ein in allen Zellen gleichmäßig gesteigerter Turgor sein, dessen Kraft event. die Kohäsion der Cuticularschicht aufhebt. Aber auch in dem häufigeren Falle, der oben erwähnt wurde, daß der hydrostatische Druck in einer Zelle sinkt, besorgt der Turgor der intakten Zelle das Abstreifen der unterwertigen, indem die

erstere sich an den Enden abrundet (Fig. 34, *3*) und so die Cuticula sprengt, wie BENECKE das des näheren schildert. Ist einmal in einer Zelle durch Verletzung der Nachbarin eine Turgorschwankung erzielt, so pflanzt sich diese auch durch den ganzen Faden fort und kann damit die vollständige Zersprengung in Einzelzellen herbeiführen.

Daß nur der Turgor, überhaupt rein mechanische Kräfte, in diesem Falle tätig sind, geht aus dem Umstande hervor, daß das Geschilderte sich auch im O-freien Raum abspielt.

Viele Spirogyren haben ganz glatte Querwände, sie zerfallen nur schwer und unter besonderen Bedingungen, andere dagegen lösen sich leicht in Einzelzellen auf; sie sind es, welche die viel erwähnten Falten der Querwände erkennen lassen. Nachdem dieselben den Systematikern oft für die Diagnose gedient hatten, beschrieb COHN sie richtig und STRASBURGER gab dann ein Bild von ihrer Entstehung, das BEHRENS korrekt fand.

Den Querwänden der fraglichen Spirogyren sind (Fig. 34, *4*) scheinbar Zapfen beiderseits aufgesetzt, tatsächlich handelt es sich um kurze, doppelwandige Zylinderchen, alias Ringfalten, der Membran, welche so ausgestülpt werden können, wie es Fig. 34, *6* zeigt, falls der Turgor in der Nachbarzelle verloren geht oder sinkt, und demnach funktionieren sie wie die einfacheren Apparate bei Mougeotia.

Die erste Anlage der Falten besteht tatsächlich aus einem Ringe, welcher der noch nicht einmal völlig geschlossenen jungen Querwand aufgesetzt wird (Fig. 34, *4*, *m'*). Neue Membranschichten (*m''*) werden nun einfach angelagert und müssen, indem sie auch den Ring überziehen, Falten darstellen. Primäre Membran mit Ring (*m'*) entsprechen der Mittellamelle; diese verquillt und damit werden die Falten frei und bewegungsfähig.

Zellwand. Die ziemlich derbe Wand der Zygnemaceenzelle wird, wie wir schon sahen, von einer zarten Cuticularschicht überzogen, welche sich mit Chlorzinkjod gelb färbt; ob sie der Cuticula höherer Pflanzen aber ganz gleich sei, ist unsicher. Die Membran selber gibt Zellulosereaktion, doch zeigte KLEBS, daß der eigentlichen Zellulose noch andere Substanzen beigemengt sind, welche man z. B. durch Kochen mit verdünnter Salzsäure entfernen kann.

Die Membran wächst nach KLEBS, wie später erörtert wird, durch Apposition. Dieser Autor zeigte auch, daß plasmolysierte Zygnemen eine neue Membran auf der Oberfläche des kontrahierten Protoplasten ausscheiden.

Besonderes Interesse bietet die der Membran der Zygnemaceen aufsitzende Gallertscheide, welche nur bei einigen wenigen Formen fehlen dürfte. Ältere Beobachter sahen sie an als ein Umwandlungsprodukt der äußersten Wandschicht, KLEBS aber betont neuerdings, daß er niemals Übergänge gefunden habe, man müsse die Schleimhülle wohl als ein von innen her ausgeschiedenes Produkt der Zelle ansehen. Das stimmt mit den Beobachtungen von HAUPTFLEISCH an den Desmidiaceen überein.

An unveränderten Zellen erscheint die Gallertscheide völlig gleichmäßig, dagegen weisen Farbstoffe (Methylviolett usw.) nach KLEBS eine schon von älteren Beobachtern wahrgenommene Stäbchenstruktur nach. Diese läßt sich auch demonstrieren durch Niederschläge organischer und anorganischer Verbindungen der verschiedensten Art, z. B. Tonerde, Kalk, verschiedener Bleiverbindungen, Berliner Blau usw., welche KLEBS in den Stäbchen hervorrief. Auch wurde eine vielleicht leimartige Substanz reichlich in den Scheiden gespeichert, wenn man die Fäden in Rohrzucker und Pepton kultivierte.

Daß die ganzen Einlagerungen auf Rechnung der Stäbchensubstanz kommen, geht aus der Tatsache hervor, daß das alles unterbleibt, wenn man die Stäbchen mit kochendem Wasser, Chlorzinkjod usw. herauslöst, was leicht auszuführen ist. Dabei bleibt dann eine nicht strukturierte Masse zurück, welche KLEBS Grundsubstanz nennt.

HAUPTFLEISCH hat über den Schleim der Zygnemen eine etwas abweichende Anschauung gewonnen, die sich mehr an das anschließt, was er über Poren bei den Desmidiaceen (s. unten) wahrnahm. Allein ich glaube, er hat doch die KLEBS'schen Reaktionen nicht hinreichend gewürdigt. Im einzelnen verweise ich auf die genannten Arbeiten und bemerke nur, daß Poren in der Membran der Zygnemaceen bislang nicht zur Beobachtung gelangten.

KLEBS fand, daß die mit Niederschlägen versehenen Gallertscheiden unter Verquellung abgestoßen werden, jedoch nur, wenn die Einlagerungen bestimmte Form und bestimmte chemische Beschaffenheit haben.

In bezug hierauf sei um so mehr auf die Arbeit von KLEBS selbst verwiesen, als der Prozeß zweifellos so kompliziert ist, daß wir ihn heute noch nicht ganz übersehen; denn obzwar tote Zellen die Erscheinung partiell zeigen, verläuft sie doch nur an lebenden ganz glatt. Die abgeworfene Scheide kann ersetzt werden, wie überhaupt auch im Freien mehrfacher Ersatz von Gallerthüllen stattfinden dürfte.

Der Zellinhalt der Zygnemaceen bietet mancherlei Interessantes, und da gerade diese Algen zu allerlei Untersuchungen allgemeiner Art benutzt wurden, soll von ihnen auch in den Kapiteln noch die Rede sein, welche Allgemeines behandeln. *Zellinhalt.*

Das Plasma liegt in einem mäßig dicken Belage der Wand an und entsendet vielfach von dort aus Stränge, Platten und Bänder, wie das u. a. ja für Spirogyra allbekannt ist. Geläufig ist auch, daß viele Plasmastränge sich in der Zellmitte vereinigen und in dem resultierenden Mittelstück (Kerntasche) den Kern suspendiert halten (Fig. 35). Das gilt besonders für Spirogyren u. a., deren Chromatophoren dem plasmatischen Wandbelag eingelagert sind, doch kommen auch bei ihnen Abweichungen vor, z. B. konstatieren STRASBURGER und HABERLANDT bei Spirogyra quinina u. a. eine Verschiebung des Kernes an die Peripherie der Zelle.

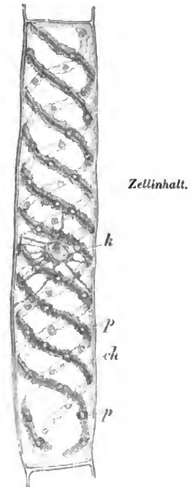


Fig. 35. Aus Strasburger's Lehrb. *Spirogyra quinina*. *k* Kern. *p* Pyrenoid. *ch* Chromatophoren.

Diejenigen Arten, welche Platten- oder Sternchromatophoren besitzen und diese in eine mehr oder weniger zentrale Lage bringen, entbehren häufig (Fig. 36) deutlicher Plasmafäden. Der Kern sucht aber auch bei ihnen in der Regel eine mittlere Lage auf (Fig. 36). Seine etwaigen Beziehungen zu den Chromatophoren besprechen wir in dem Kapitel über diese und behandeln dort auch die Frage, wie weit die Chlorophyllkörper Lage und Stellung der Plasmastränge beeinflussen. Hier sei nur noch betont, daß die Chromatophoren unserer Gruppe in allem wesentlichen mit denjenigen der Mesotaenien übereinstimmen, bei welchen wir ja auch bereits Spiralbänder, Platten, Sterne usw. konstatierten.

Von der Regel, daß die Chlorophyllkörper der Zygnemaceen Pyrenoide führen, ist bislang nur eine Ausnahme durch PALLA konstatiert worden.

Dieser Autor erwähnt auch ein neues Organ der Conjugatenzelle, das Karyoid. Es handelt sich um Eiweißkörperchen(?), welche mit Jod-Eosin usw. leicht nachweisbar sind (Fig. 36, *ky*). Dieselben sitzen meistens den Chromatophoren auf, können aber auch von diesen frei in das Plasma der Zelle gelangen.

Als Assimilationsprodukt tritt wohl überall Stärke auf.

Die Vakuolenflüssigkeit enthält neben den üblichen Substanzen nicht selten „Gerbstoff", was besonders durch die Speicherung von Anilinfarben (s. unten) demonstriert wird. Dies Verfahren weist jene Körper nicht bloß in den großen Zellsafträumen, sondern auch in kleinen Bläschen nach.

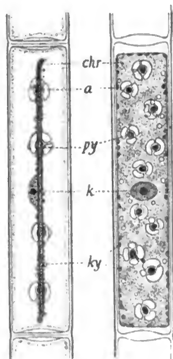


Fig. 36 n. PALLA. *Mougeotia scalaris. chr* Chromatophoren. *a* Stärke. *py* Pyrenoide. *k* Kern. *ky* Karyoide.

Zygogonium, Zygnema purpureum u. a. beherbergen in Lösung rote oder blaue Farbstoffe, von denen LAGERHEIM einen Teil dem Anthocyan an die Seite stellt.

Zellkern. Der Kern vieler Spirogyren ist linsenförmig und dann meistens derart suspendiert, daß dem Beschauer, welcher den Faden von der Seite sieht, die Kante der Linse zugekehrt ist. In anderen Fällen dagegen erscheint der Kern von der Seite fast vierkantig mit abgerundeten Ecken, d. h. er ist kurz zylindrisch. Gewöhnlich ist eine derbe Membran und ein zentraler großer nukleolusähnlicher Körper leicht zu erkennen. Auf die Teilungen im einzelnen kann hier nicht wohl eingegangen werden, ich verweise auf die Arbeiten von STRASBURGER, MITZKEWITSCH und VAN WISSELINGH, welche auch weitere Literatur enthalten.

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht zwar hervor, daß die Teilung im wesentlichen nach den Regeln der Mitose verläuft, aber im einzelnen herrschen noch manche Unklarheiten. Nach MITZKEWITSCH gehen die Chromosomen einfach aus dem großen nukleolusähnlichen Zentralkörper des Kernes hervor, dieser enthielte also das Chromatin; nach VAN WISSELINGH aber würde sich der sog. Nukleolus nur an dem Aufbau zweier Segmente beteiligen, die übrigen aber würden aus dem in üblicher Weise im Kerngerüst verteilten Chromatin aufgebaut werden. VAN WISSELINGH findet in Summa sechs oder zwölf Chromatinfäden. Die Untersuchungen VAN WISSELINGH's sind offenbar recht sorgfältig, immerhin wird bei diesen subtilen Sachen Nachprüfung erwünscht sein.

Zellteilung. Seit dem Beginne der karyokinetischen Untersuchungen mit Hilfe moderner Technik weiß man, daß Kern- und Zellteilung bei Spirogyra und anderen Zygnemeen Hand in Hand gehen. Freilich hatten schon früher A. BRAUN, PRINGSHEIM, NÄGELI, SACHS u. a. den Vorgang der Teilung als solchen richtig beschrieben. Derselbe spielt sich nachts zwischen 11—1 Uhr ab, kann aber durch geeignete Abkühlung auch auf den Tag verlegt werden.

Wenn die Tochterkerne gebildet sind und annähernd eine konstante Lage angenommen haben, beginnen die zarten Fasern der Kernspindel miteinander seitlich zu verschmelzen und gleichzeitig biegen sie sich weit

tonnenförmig auswärts, fast bis zur Berührung mit der Längswand; das geht nach STRASBURGER sehr rasch unter den Augen des Beobachters am lebenden Objekte vor sich.

Lange vorher indes sammelte sich am Äquator der Zelle im Wandbelag reichliches Plasma ringförmig an. Dann entstand in dieser Ansammlung ein fester, zarter Zellulosering, welcher nunmehr nach innen wächst und damit Diaphragmen- oder Irisblenden-ähnlich allmählich den plasmatischen Wandbelag einschnürt (Fig. 37). Endlich schließt sich die Öffnung, und damit ist natürlich das Plasma nebst seinen Einschlüssen in zwei Teile zerschnitten. Es folgt nur noch Auflagerung neuer Zelluloseschichten auf diese primäre Wand, welche dann später die Mittellamelle darstellt.

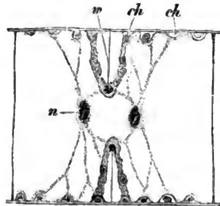


Fig. 37 n. STRASBURGER. *Spirogyra spec.* Zelle in Teilung. *n* Kern. *w* junge Querwand. *ch* Chromatophoren.

Abgesehen von der Kernteilung erinnert der Teilungsvorgang nicht unwesentlich an Cladophora.

Wie vor oder nach diesen Teilungen die Chromatophoren ergänzt werden, möge an anderer Stelle nachgesehen werden.

Kernlose resp. zweikernige Zellen.

Der geschilderte Vorgang ist der normale. Es ist nun aber GERASSIMOFF gelungen, ganz „abnorme" Kern- und Zellteilungen bei Spirogyra, Zygnema u. a. zu erzielen, indem er die Fäden für kurze Zeit auf Temperaturen unter 0° abkühlte oder Anästhetica, wie Chloroform, Äther usw., in rund 1%iger Menge dem Kulturwasser zusetzte. NATHANSOHN hat die Sache weiter verfolgt und nur 0,5%igen Äther angewandt, welcher weniger schädigend wirkt.

Auf diesem Wege vermochte NATHANSOHN ausschließlich amitotische Teilungen in Spirogyrafäden zu induzieren. Nach Entfernung des Äthers usw. kehrten die Mitosen in normaler Weise wieder; es gelingt aber durch solche Eingriffe in mehreren Zellgenerationen amitotische Teilungen sich fortsetzen zu lassen.

VAN WISSELINGH freilich beanstandet die Befunde NATHANSOHN's und GERASSIMOFF's; er findet zwar auch mit Hilfe der vorerwähnten Reagentien abweichende Teilungen des Kernes, aber er glaubt, daß es sich nur um modifizierte, gleichsam pathologische Mitosen handle. Eine wirkliche Amitose komme in den erwähnten Fällen nicht vor. NATHANSOHN freilich will das nicht zugeben.

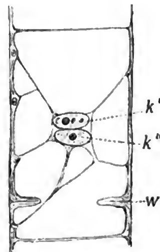


Fig. 38 n. NATHANSOHN. *Spirogyra orbicularis.* Ungleichmäßig sich teilende Zelle. *k' k"* Kerne. *w* Anlage der Querwand.

In allen bisher erwähnten Versuchen wurden die Querwände normal an der üblichen Stelle gebildet. Bei etwas stärkeren Eingriffen aber erhielt besonders GERASSIMOFF, ebenso auch NATHANSOHN, in dieser Beziehung Abweichungen. Die Querwand wurde nämlich an einer „falschen" Stelle eingebaut (Fig. 38); so resultierte eine kürzere kernlose Zelle und daneben eine längere kernhaltige. In letzterer können ein oder zwei Kerne gegeben sein. GERASSIMOFF erklärt das, allerdings in Kleinigkeiten von NATHANSOHN abweichend, so: Werden die Zellen zu einer

Zeit abgekühlt, in welcher die Kernteilung eben erst begonnen hatte, dann wird diese rückgängig gemacht und die größere von beiden Zellen erhält den Kern, der indes einem normalen Spirogyrakerne nicht ganz gleichwertig ist, sondern mehr Substanz als ein solcher enthält. Beginnt die Abkühlung zu einer Zeit, wo bereits Kernspindeln oder weitere Stufen entwickelt waren, so geht die Mitose ihren Gang weiter, doch bleiben beide Schwesterkerne beisammen in der großen Zelle (Fig. 38). Das Kernpaar der großen Zelle kann nach ihm auch durch amitotische Teilung entstehen.

Die kernlose Zelle ist mäßig wachstumsfähig, hat bisweilen einen ziemlich hohen Turgor und speichert reichlich Stärke auf, aber sie ist wenig resistent gegen Parasiten und sonstige Schädigungen. Immerhin blieb sie bis zu sechs Wochen am Leben. Die kernhaltige Schwesterzelle zeigt Neigung zu erheblichem Wachstum nach allen Richtungen und ist stark teilungsfähig. Geht in ihr die Teilung vor sich, so behalten die Tochterkerne die abweichenden Eigenschaften der Mutterkerne bei, und wenn zwei Kerne in einer Zelle gegeben waren, so teilen sich beide normal, so daß die von einer abnorm zweikernigen Zelle abgeleiteten Tochterzellen wieder durch eine Anzahl von Generationen zweikernig sind.

Gerassimoff beschreibt außer den bereits erwähnten noch andere Modalitäten der Zellteilung, diese mögen hier übergangen sein, dagegen verdienen de Bary's resp. Berthold's Befunde an Craterospermum laetevirens Beachtung. Die Keimfäden (Fig. 42, *3*) dieser Alge erreichen eine ziemlich erhebliche Länge ehe sie Querwände bilden. Sie enthalten in solchen Stadien vier Chromatophoren und vier Kerne, welche den ersteren anliegen. Nun treten vier Querwände derart auf, daß die Chromatophoren in der Mitte (Fig. 42, *3*) zerschnitten werden, und es resultieren zwei Endzellen mit je einer, drei Mittelzellen mit je zwei Chlorophyllplatten. Da mit den Chromatophoren auch die Kerne geteilt werden, sind die mittleren Zellen doppelkernig. Letztere teilen sich unter erneuter Zweiteilung der beiden Chlorophyllkörper und Kerne derart, daß zwei einkernige und eine zweikernige Zelle resultiert. Sonach muß die Vierzahl der Doppelkernzellen konstant bleiben, mag auch die Menge der übrigen Zellen sich ungemessen vermehren. Aus Berthold's Angaben geht nicht hervor, ob die Außenwelt einen Einfluß auf diesen Teilungsmodus bei Craterospermum hat.

Dauerzellen. Zygnemen, Mougeotien, besonders aber Zygogonium ericetorum, bilden Ruhezellen, welche sich in bekannter Weise durch Speicherung von Reservesubstanzen auszeichnen und demgemäß Einzelheiten des inneren Baues nur noch schwer erkennen lassen. Fett und Pyrenoid- wie Stromastärke bilden die Hauptmasse der Reservesubstanz. Natürlich wird auch die Membran erheblich verdickt, ganz besonders aber wird die Gallertscheide verstärkt, sie zeigt vielfach Schichtung. Mit den eben geschilderten Veränderungen hat es in den meisten Fällen sein Bewenden, doch geht bei Zygnema pectinatum die Sache weiter. Hier wird die derbe Zellwand braun wie bei Sporen und alle Stärke wird in Öl übergeführt.

Diese Dauerzellen (Akineten) entstehen beim Austrocknen der die Algen beherbergenden Gräben, Wasserlöcher usw. Bei Benetzung keimen sie meist unter Sprengung der verdickten Membranen und damit unter Verlust der alten Gallertscheiden aus.

Ähnliche Hemmungsbildungen, die aber vielleicht nicht direkt durch Eintrocknen erklärt werden können, fand Schmidle an einer australischen Zygnema. Die Zellen waren gerundet und mit starker Membran versehen, jede erhielt nur noch ein Chromatophor, aber keine Stärke. Der ganze Faden erschien rosenkranzförmig.

Die Zygnemaceen sind zum Teil beweglich; besonders Spirogyren wurden von HOFMEISTER studiert und auch ich habe deren Bewegungen sehr häufig gesehen. *Bewegung.*

Bringt man einen Knäuel unregelmäßig gelagerter Spirogyrafäden in ein Kulturgefäß, so entwirrt sich derselbe und die Fäden richten sich in der Regel derart auf, daß roßschweifähnliche Büschel entstehen, welche sogar über das Wasser hervorragen können, wenn die Atmosphäre hinreichend feucht ist. Die Fadenbüschel führen weiterhin teils autonome, teils durch Licht und Schwere induzierte Bewegungen aus, welche in S-förmigen Krümmungen, Pendelbewegungen usw. bestehen.

Ähnliche Bewegungen setzen auch in ganz flachen Schalen ein, in welchen den Fäden naturgemäß eine horizontale Lage aufgezwängt wird.

Als Ursache der Krümmungen wies HOFMEISTER Wachstumsdifferenzen in den Gliederzellen des Fadens nach. Das Längenwachstum ist zeitweilig ganz sistiert oder doch stark gehemmt, setzt aber dann oft sehr rapide ein; wenn während dieser Zeit ungleiche Streckung auf antagonistischen Seiten erfolgt, müssen Krümmungen resultieren.

Auf diesem Wege erklären sich die Nutationen usw. ebenso leicht oder schwer wie bei höheren Pflanzen, nicht aber die Ortsveränderungen, welche z. B. in der Entwirrung der Fadenknäule zum Ausdruck kommen. Soweit ich sehe, handelt es sich hier, ähnlich wie bei den Desmidiaceen, um ein Fortbewegen an und auf fester Unterlage, und wie bei diesen wird man die Schleimhülle zur Erklärung heranziehen wollen, doch ist für die Zygnemaceen die Sache noch wesentlich weniger klar als für die Desmidiaceen.

Fortpflanzung.

Die Kopulation der Zygnemaceen weicht von derjenigen der Mesotaenien dadurch ab, daß meistens ganze Fäden paarweise in den Sexualakt eintreten. Zu dem Zwecke legen sich dieselben parallel und in den typischen Fällen (Spirogyra usw.) wird von jeder Gliederzelle eines Fadens annähernd senkrecht zur Längsachse ein kürzerer oder längerer Fortsatz getrieben. Diese Fortsätze stoßen aufeinander, ihre Spitzen platten sich ab und später wird eine offene Kommunikation — Kopulationskanal — hergestellt, indem sich die trennenden Wände (wohl durch Enzyme) auflösen (Fig. 41, *2*). Auffallend ist, daß trotz mancher Unregelmäßigkeiten im einzelnen die Kopulationsfortsätze recht genau an den einander zugekehrten Seiten der Fadenpaare entstehen, und daß auch ihre Spitzen stets regelrecht aufeinander stoßen. HABERLANDT erklärt das durch chemische Reize. Indem die differenten Fäden verschiedene Substanzen ausscheiden, erzeugen sie beim vis-à-vis die Fortsätze. Letztere entstehen nicht ganz gleichzeitig; dadurch daß die ältere Anlage einen Reiz auf die jüngere ausübt, treffen deren Spitzen aufeinander. Das ist plausibel und manche Abnormitäten usw. sprechen wohl dafür, doch scheint mir die Sache noch nicht direkt bewiesen zu sein, wie auch KLEBS hervorhebt, obwohl er einige weitere Wahrscheinlichkeitsbeweise anführt. *Bildung der Fortsätze.*

Nicht alle Zygnemaceen treiben ausgeprägte seitliche Kopulationsfortsätze, manche, wie Sirogonium, Mougeotia u. a. führen in den zu verbindenden Gliederzellen knieförmige Krümmungen herbei. Dann pflegen sich die Kniestücke mit der konvexen Seite zu berühren und an der Berührungsstelle die Wände aufzulösen — häufig nachdem durch ringartige Schleimmassen ein festerer Zusammenhalt hergestellt ist (Fig. 41, *4*, *5*).

Fäden mit Knieverbindung dürften nicht alle Zellen zur Kopulation bringen. Soll das trotzdem erfolgen, so bemerkt man einen vorgängigen Zerfall in Einzelzellen, z. B. bei Gonatozygon u. a., das ich hierher zähle, obwohl sein Membranwachstum vielleicht ein wenig abweichend ist (LÜTKEMÜLLER).

Ist Kopulation von Zellen verschiedener Fäden auch das übliche, so wird doch gar nicht so selten auch eine Vereinigung von Nachbar- oder gar Schwesterzellen des nämlichen Fadens vollzogen. Dann entstehen Kopulationsfortsätze nicht fern von einer Querwand, richten sich unter Krümmung gegeneinander und verschmelzen (Fig. 39, *2*).

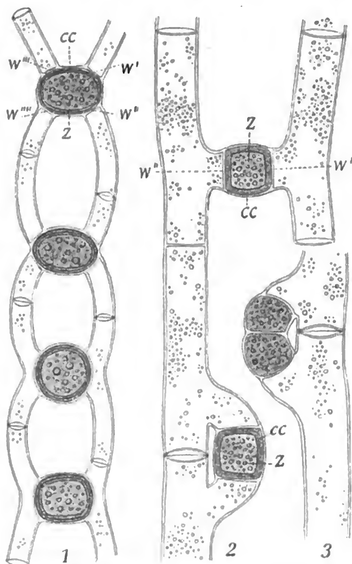


Fig. 39 n. WITTROCK. *1 Mougeotia calcarea* (Clev.) Wittr. *2, 3 Mougeotia mirabilis* Al. Br. *cc* Kopulationskanal. *z* Zygote. *w* Wände, welche die Zygote abgliedern.

Wie die Fig. 39, *2* zeigt, können am selben Faden die sog. leiterförmigen und die seitlichen Verschmelzungen vorkommen. Daraus ergibt sich ohne weiteres, daß die ersten kein Gattungsmerkmal abgeben können (man hat auch die alten darauf gegründeten Gattungen z. B. Rhynchonema längst fallen lassen) und nach vielen älteren Autoren zeigte neuerdings WEST wieder, daß derartige Kopulationen fast bei allen Arten unter den Zygnemaceen als mehr oder weniger häufige Abnormität auftauchen.

MÖBIUS schildert dann noch, wie bei Mougeotia Uleana sogar die Querwand von zwei Schwesterzellen aufgelöst wird (Fig. 40), um die Vereinigung der Inhalte zu ermöglichen.

Vereinigung der Gameten.

Diese und viele andere Erscheinungen zeigen zur Genüge, daß auf die äußeren Formalitäten der Kopulation bei den Zygnemaceen wenig ankommt. Wichtiger sind, wie mir scheint, die im Innern sich abspielenden Prozesse. In ihrer recht mannigfaltigen Ausgestaltung werden sie wohl am einfachsten übersehen, wenn wir die Gattung Debarya Wittr. (Mougeotia glyptosperma de By u. Mougeotiopsis calospora Palla) voranstellen (Fig. 41, *1*).

Die ursprünglich zylindrischen Kopulationskanäle schwellen in der Mitte eiförmig an, aus beiden Zellen wandert das gesamte Plasma in diesen erweiterten Raum, die Massen vereinigen sich und umgeben sich mit einer einheitlichen Membran, welche die Mutterzellmembran nur leicht berührt.

Wir reden hier, wie bereits erwähnt, von Gameten, auch Aplanogameten, als von den Plasmamassen, welche sich vereinigen; ihr Produkt ist hier

immer die Zygote. Die Gameten produzierenden Zellen kann man Gametangien nennen, fährt aber hier wohl ebensogut mit dem Namen Gameten-Mutterzellen.

Hierher glaube ich auch Gonatozygon (Fig. 41, *3*) und Genicularia rechnen zu sollen, welche meist den Desmidiaceen zugezählt werden, mit Unrecht, wie mir scheint, denn die Membran hat offenbar keine Schalenstruktur, und außerdem wird nur ein Keimling aus der Zygote gebildet.

Die Pflanzen bilden Fäden, welche nach dem Muster von Zygnema leicht in einzelne Zellen zerfallen. Stets geschieht das bei Beginn des Sexualaktes. Die isolierten Zellen biegen sich knieförmig (Fig. 41, *3*), liegen erst gekreuzt gegeneinander und treiben am Knie Papillen, die rasch zu großen Blasen werden, indem sie das Plasma aus beiden Zellen aufnehmen. Die Wandung der beiden Blasen wird immer dünner, schließlich platzen sie und die Inhalte vereinigen sich zur Zygote. Der Unterschied von Debarya besteht nur darin, daß der Verbindungskanal nicht ausdauert, sondern verquillt.

Mag nun Gonatozygon usw. sich an Debarya anschließen oder nicht, sicher reihen sich an die letztere Spirogyra und Zygnema an, aber bei diesen Gattungen ist ein Fortschritt zu verzeichnen. Die Gameten vereinigen sich nicht inmitten des Kopulationskanals, sondern nach vorgängiger erheblicher Kontraktion schlüpft das Plasma der einen Gametenmutterzelle durch den Verbindungskanal hinüber in die benachbarte, um sich hier erst mit dem anderen, ebenfalls kugelig abgerundeten Gameten zu vereinigen (Fig. 41, *2*). Die Zygote liegt nach Umhüllung mit Membran auch hier völlig frei in der Mutterzelle.

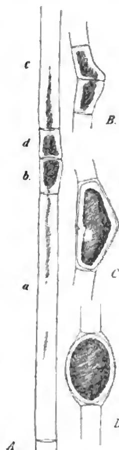


Fig. 40 n. MOEBIUS. *Mougeotia Uleana.* *A* Fadenstück mit 2 kopulierenden Zellen. *B*, *C* Verschmelzung der Gameten. *D* Zygote. *b* fertiler Teil von *a*, *d* dasselbe von *c*.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man nach der üblichen Ausdrucksweise die aufnehmende Zelle als weibliche und die abgebende als männliche bezeichnet. Da aber immer die Zellen eines Fadens gleichartig sind, hat man es dann einerseits mit männlichen, andererseits mit weiblichen Fäden zu tun. Äußere Unterschiede sind in der Regel nicht gegeben, indes fand DE BARY, daß die weiblichen Gameten der Spirogyra Heeriana vor der Verschmelzung stets völlig kugeligen, die männlichen dagegen birnförmigen Umriß (Fig. 41, *2*) haben. KLEBS weist auf die vergrößerten weiblichen Zellen bei Sp. inflata hin und ED. GRUBER bemerkte in meinem Institut, daß bei Spirogyra crassa die männlichen Fäden meistens zahlreichere und etwas kürzere Zellen besitzen als die weiblichen. Infolgedessen werden im letzteren Fall männliche Zellen in gewisser Zahl von der Kopulation ausgeschlossen. Gewöhnlich liegen die steril bleibenden unregelmäßig zwischen den anderen, bisweilen aber sah man in den männlichen Fäden je eine fertile und eine sterile Zelle regelmäßig abwechseln. Einen Teil solcher Erscheinungen, verbunden mit kleinen Abnormitäten, hatte auch wohl ROBERTSON vor sich.

Solche Dinge scheinen erwähnenswert, weil sie zu Sirogonium (das ich entgegen WITTROCK als Gattung beibehalten möchte) hinüber führen. (Fig. 41, *4* u. *5*). Zunächst fruktifiziert hier nur eine bestimmte Zahl von

Gliederzellen und auch diese unterliegen noch gewissen Vorbereitungen Die Fäden nähern sich knieförmig und werden durch einen Schleimring (*r*) verkittet. Nun zerfällt eine der Kniezellen durch eine Querwand in zwei ungleiche Hälften. Die größere derselben bildet später den weiblichen Gameten (*wg*) und füllt sich schon zeitig mit Reservestoffen, die andere Zelle (*st'*) bleibt steril.

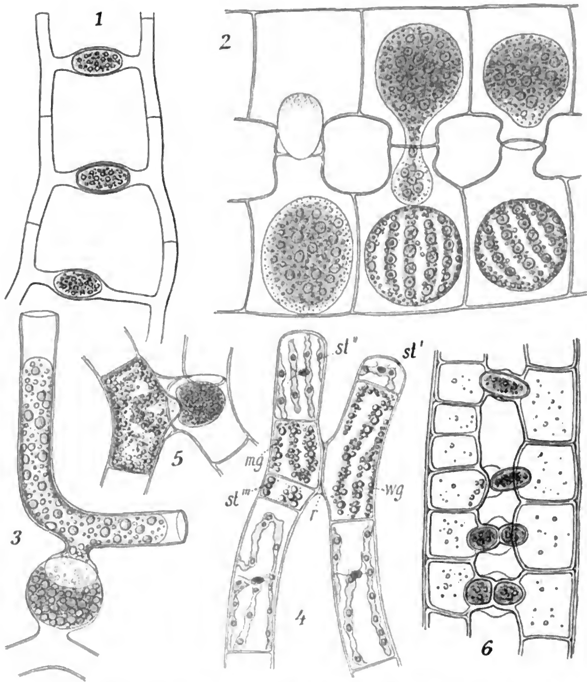


Fig. 41 n. DE BARY. *1 Debarya glyptosperma* Wittr. *2 Spirogyra Heeriana* Näg. *3 Genicularia Spirotaenia* de By. *4, 5 Sirogonium stictinum* Ktz. *6 Zygogonium didymum* Rabh. *r* Verkittungsring. *mg* männlicher, *wg* weiblicher Gamet. *st'*, *st''*, *st'''* sterile Zellen.

Die korrespondierende Kniezelle zerfällt ebenfalls in zwei Teile; doch ist hier die sterile Zelle (*st''*) erheblich größer als im ersten Falle, während die fertile erheblich kleiner ist. Letztere gliedert noch eine sterile Zelle (*st'''*) ab und dann erst ist der männliche Gamet (*mg*) fertig. Er tritt,

nachdem auch er Reservesubstanz gespeichert, in die weibliche Zelle über (Fig. 41, *5*).

Nicht bloß die Differenzierung von männlichen und weiblichen Zellen ist im letzten Falle ganz eklatant, sondern auch die Konstituierung der Gameten durch vorbereitende Teilungen in den Fadenzellen.

An Sirogonium kann man auch wohl am leichtesten West's Temnogametum anreihen, bei welcher ebenfalls aus den Gliederzellen eines Fadenpaares durch normale Zellteilung Stücke herausgeschnitten werden, welche dann kopulieren. Hierbei findet aber keine nennenswerte Kontraktion des Inhaltes statt, die Zygote ist kreuz- resp. H-förmig und erinnert einerseits an die einfachen Zygoten der Cylindrocystis, andererseits an die Staurospermumformen.

Von Debarya aus wird aber ebenfalls die Gattung Mougeotia verständlich, in welche Wittrock wohl mit Recht alle Mesocarpus, Staurospermum usw. einschließt. Den Übergang dahin finde ich in Zygogonium (und West's Pyxispora?). Wie bei Debarya vereinigen sich die Gameten (Fig. 41, *6*) völlig isogam in der Mitte des Kopulationskanales (einige kleine Komplikationen kommen hier nicht in Frage) und umgeben sich dann mit einer eigenen Haut, aber de Bary beschreibt ausdrücklich, daß nicht alles Plasma der Zelle in die Zygote eingeht, sondern daß der »Primordialschlauch«, d. h. die äußerste Plasmahautschicht der Gametenmutterzelle, zurückbleibt.

Dasselbe erfolgt in fast noch auffälligerer Weise bei Mougeotia (Fig. 39), außerdem aber unterscheidet sich diese Gattung noch in einem weiteren Punkte von den meisten Zygnemaceae. Gewöhnlich ist ja die Membran der Zygote völlig unabhängig von den Häuten der Gametenmutterzellen. Hier aber werden die Wandungen der Kopulationskanäle für besagten Zweck mit verwertet. Am einfachsten zeigt das Fig. 39, *2*; der fragliche Kanal wird von zwei Querwänden beiderseits durchsetzt und in dem so gebildeten Raume liegt die Zygote. Die Sache wird noch etwas bunter in den Fällen, welche Fig. 39, *1* wiedergibt. In den oberen Teilen derselben ist klar ersichtlich, daß nicht zwei, sondern vier schräg gestellte Wände (*w'*—*w''''*) den Kopulationskanal gegen die entleerten Teile der Gametenmutterzellen abgrenzen. Anders ausgedrückt, hängen den Zygoten vier halbleere Zellen an. Leicht erkennbar ist auch, daß allerlei Übergänge von dem ersterwähnten Falle zum zweiten hinüberführen. Es handelt sich einfach um eine Verschiebung der in Frage kommenden Zellwände.

Bemerkt sei noch, daß die Zygote später eine einheitliche Membran innerhalb des Hohlraumes bildet, der auf so eigenartige Weise entstand.

Die geschilderten Vorgänge sind nicht so schwer verständlich, wenn man bedenkt, daß schon bei Zygnema, Spirogyra usw. nicht der gesamte Inhalt der Gametenmutterzellen in die Zygote eintritt. Es herrscht Übereinstimmung darüber, daß ein großer Teil der Vakuolenflüssigkeit vor der Kopulation ausgeschieden wird, sonst hätte ja die Zygote in der einen Zelle garnicht Platz. Bei den Mesocarpeen wird aber außerdem noch die äußere Hautschicht der Gametenmutterzelle mit etwas „Körnerplasma" ausgeschaltet und sie schließt doch wohl die entleerte Vakuolenflüssigkeit zunächst noch ein. Das kann an sich wenig fappieren, werden doch auch bei anderen Algen die Gameten häufig genug aus der mittleren Plasmamasse unter Ausschaltung äußerer oder innerer Hautschichten und unter Beseitigung von Vakuolen herausmodelliert. Ich erinnere nur an Bryopsis, Acetabularia, Hydrodictyon u. a.

Aber auch von einer anderen Seite her kann man die Dinge verstehen, wenn man nämlich Gerassimoff's oben besprochene Resultate berücksichtigt.

Ungleichartige Teilungen der Zellen, wie sie dort künstlich erzeugt wurden, können natürlich sehr wohl bei bestimmten normalen Prozessen auftreten.

Nach der Kopulation zerfallen die Fäden der Mougeotien, die Zygoten tragen aber die halb entleerten Zellen noch weiter mit sich. Deshalb haben ältere Autoren, und neuerdings WILLE, von Sporenfrüchten geredet, und DE BARY, dem auch WITTROCK im wesentlichen folgt, stellt sich die Sache so vor, als ob die Zygoten sich gleichsam verjüngt hätten. Für ihn ist nämlich die ganze H-Zelle eine Zygote, und aus dieser wird erst durch die geschilderte Teilung eine „Ruhespore" herausgebildet.

Mir scheint diese Auffassung etwas künstlich, ich glaube, man kommt über alle Schwierigkeiten hinweg, wenn man den Begriff Gameten auf die membranfreien Plasmamassen beschränkt, welche sich wirklich vereinigen, dann verstehen sich leere Häute und Plasmareste in den Mutterzellen ganz von selbst.

Das Vorgetragene setzt voraus, daß die halbleeren Zellen der Mesocarpeen keine Zellkerne enthalten, und tatsächlich erwähnt kein Autor, den ich kenne, etwas von deren Anwesenheit an fraglicher Stelle. Freilich ist man den Dingen mit modernen Hilfsmitteln kaum nahe getreten. Sollten diese noch Zellkerne aufzeigen, was nicht ganz unmöglich ist, so möchte ich immer noch nicht von einer Sporenfrucht bei Mougeotia reden, sondern dann würde man einen von den vielen Fällen vor sich haben, in welchen zwecks Bildung der Sexualzellen ungleiche Teilung einsetzt — ich erinnere nur an KLEBAHN's Angaben über Oedogonium u. a. — Auf Grund solcher Befunde müßte dann Mougeotia an Sirogonium heranrücken.

Stimmt man meinen obigen Darlegungen zu, so wird man kaum geneigt sein, die Zygnemaceen in Unterabteilungen zu zerlegen, will man es aber doch tun, so kann man die Zygnemeen mit Debarya, Spirogyra, Zygnema, Sirogonium und Temnogametum den Mesocarpeen mit Zygogonium, Pyxispora, Mougeotia gegenüberstellen, etwa in der Weise wie das auf S. 56 geschah.

Wie ersichtlich, lege ich den Hauptwert auf den Kopulationsmodus der Gameten; die Frage nach den Chromatophoren, welche PALLA voranschiebt, stelle ich in den Hintergrund. Alle Abweichungen von den Gruppierungen, welche DE BARY, WITTROCK, WILLE, WEST u. a. vornahmen, hier zu diskutieren, halte ich für unausführbar. Vieles ist doch gar zu sehr Meinungssache.

Innere Vorgänge. Die Vorgänge im Innern der Gameten und in deren Mutterzellen bedürfen auf Grund der Angaben von KLEBS, CHMIELEVSKY, OVERTON, KLEBAHN u. a. noch einiger Erwähnung.

KLEBS zeigte, daß nach Entstehung der Fortsätze in den kopulierenden Zellen der Turgor herabgesetzt wird, sie kontrahieren sich durch 4—6%ige Zuckerlösung, während die vegetativen Zellen 10% der gleichen Substanz verlangen. Der Turgorverminderung folgt die Kontraktion der Gameten, und schon hier dürfte eine gegenseitige Beeinflussung der zur Kopulation bestimmten Plasmamassen (auf chemischem Wege?) vorhanden sein, denn die Abrundung beider Zellen erfolgt nur, wenn beide gesund sind, ist eine von ihnen alteriert oder getötet, so erscheint die Abrundung der anderen gestört. Die Annäherung der Gameten soll nach OVERTON u. a. eine passive sein; Gallertsubstanzen würden die Gameten in die andere Zelle hinüberschieben. Doch kann sehr wohl, wie KLEBS bemerkt, die Wanderung aktiv erfolgen.

Während der Kopulation läßt OVERTON die Chloroplasten in den Zygoten miteinander in bestimmter Weise verschmelzen, während nach CHMIELEVSKY

das aus der männlichen Zelle eingeführte grüne Band zugrunde geht. Wir kommen darauf im Kapitel über Befruchtung zurück.

Die Verschmelzung der Sexualkerne, die nach HABERLANDT schon sehr zeitig in die Kopulationskanäle einwandern, wird von SCHMITZ, OVERTON und KLEBAHN so angegeben, wie man das nach sonstigen Erfahrungen erwarten würde, nur ist die Vereinigung nicht selten bis zu einigen Wochen oder gar Monaten hinausgeschoben.

CHMIELEVSKY weicht auch hier ab, er sieht diese beiden Kerne sich nach kurzer Zeit vereinigen, dann aber teilt sich der primäre Zygotenkern mitotisch sukzessive in vier, von diesen gehen zwei zugrunde, die beiden anderen aber vereinigen sich wieder zum sekundären Kern der Zygospore, von welchem sich später dann auch die Kerne des Keimlings herleiten.

CHMIELEVSKY's Befunde wären von besonderem Interesse, wenn sie Bestätigung fänden.

NATHANSOHN hat die Kopulation von Zellen beobachtet, deren Kerne bereits durch mehrere Generationen amitotische Teilungen erfahren hatten (vgl. aber S. 61 auch die Einwände VAN WISSELINGH's). Die Zygoten waren normal. Daraus ergibt sich, daß die indirekte Kernteilung keine unerläßliche Vorbedingung für die Ausbildung von Zygoten ist.

GERASSIMOFF sah auch seine zweikernigen Zellen kopulieren und normale Zygoten bilden. Es ist wohl anzunehmen, daß die vier Kerne miteinander verschmelzen, jedenfalls enthalten die Keimlinge in jeder Zelle nur einen Kern. GERASSIMOFF glaubt ferner, daß gewisse mit der Zweikernigkeit verbundene Eigenschaften der Gameten, z. B. deren größerer Durchmesser usw., in den Tochterpflänzchen wiederkehrten. Manche seiner Beobachtungen sprechen dafür, doch liegt kein unumstößlicher Beweis vor.

Fast selbstverständlich ist, daß in den Zygoten auch mancherlei Umlagerungen von Reservesubstanzen erfolgen. Im allgemeinen finden wir in jungen Zygoten noch sehr reichlich Stärke, später aber wird dieselbe in Öl umgewandelt und gleichzeitig, event. schon vorher, verblaßt die Färbung der Chromatophoren, deren Umrisse auch nicht immer deutlich bleiben.]

Zygotenmembran. Die reifen Zygosporen der Zygnemaceen besitzen nach den Beobachtungen von AL. BRAUN, PRINGSHEIM, DE BARY u. a. in ihrer Membran drei Schichten. Die Außenhaut ist meistens aus reiner Zellulose aufgebaut, sie entsteht zuerst und kann sich bei manchen Spezies in zwei differente Lamellen spalten, deren äußerste dann weichschleimig zu sein pflegt. Auf die Außenhaut folgt — auch in zeitlicher Entwickelung — die Mittelhaut, welche meist mehr oder weniger derb und fest ist, keine Zellulosereaktion gibt und außerdem mehr oder weniger intensiv braun gefärbt erscheint; sie kann noch in zwei Lamellen zerfallen, zudem weist sie gelegentlich Tüpfel, Leisten usw. auf und ist bei Debarya glyptosperma Wittr. gar zweischalig-symmetrisch. Zuletzt wird dann noch die Innenhaut gebildet, welche wiederum aus Zellulose besteht und meistens sehr zart ist. Sie dürfte bei der Keimung die Membran für den Keimling abgeben.

Keimung. Umwandlung des Öles in Stärke, deutlicheres Hervortreten der Chromatophoren sind die ersten Zeichen beginnender Keimung in den Zygoten der Zygnemaceen. Dann wird bei Spirogyra, Sirogonium u. a. die derbe Sporenmembran an einem Ende spaltenähnlich aufgerissen (Fig. 42, *1*, *2*) und der von der Innenhaut der Zygote umgebene Keimling tritt heraus, um sich bald in zwei Zellen zu teilen. Die eine von ihnen zerfällt normal weiter und bildet somit den eigentlichen Faden, die andere

dagegen verlängert sich nur wenig und erscheint inhaltsarm. Sie stellt das primitive Rhizoid dar, welches noch ziemlich lange (Fig. 42, *1*, *2*) in der Zygotenmembran stecken bleibt.

Craterospermum, dessen eigenartige Teilungen im Keimlinge bereits oben (S. 62) erwähnt wurden, zeigt auch insofern eine Besonderheit, als die Zygotenmembran sich mit einem Deckel öffnet (Fig. 42, *3*).

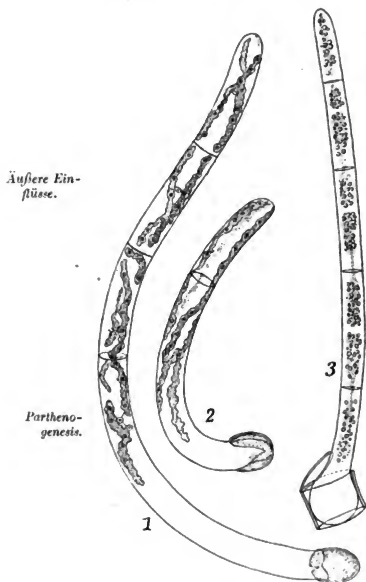


Fig. 42 n. de Bary. *1*, *2* Keimlinge von *Sirogonium stictinum* Ktz. *3* dsgl. von *Craterospermum laetevirens* Al. Br.

Andere kleine Abweichungen in der Keimung bespreche ich nicht und erwähne nur noch, daß die physiologische Rolle der Rhizoiden in unserer Gruppe, wenige Formen ausgenommen, eine ganz unbedeutende ist. Dagegen können diese Organe als gemeinsames, charakteristisches Merkmal zur Kennzeichnung der Zygnemaceen wohl Verwendung finden.

Äußere Einflüsse.

Klebs hat die Bedingungen der Kopulation näher studiert und findet hier wie in so manchen anderen Fällen, daß fließendes Wasser oder Nährsalze den Sexualakt hemmen, indem sie das vegetative Wachstum fördern, daß aber stehendes Wasser und helle Sonne z. B. bei Spirogyra varians schon nach wenigen Tagen Kopulation induzieren. Das Licht wirkt hier wie so häufig doppelt, einmal direkt und außerdem vorbereitend durch Bildung von Nährmaterial. (Vgl. den allgem. Teil.)

Parthenogenesis.

Klebs konnte auch Parthenogenesis herbeiführen, wenn er die Spirogyren im richtigen Moment in 6%ige Zucker- oder 1%ige Nährlösung überführte. Dann entstanden (Fig. 43) neben einigen normalen Zygoten (*z*) durch einfache Kontraktion des Inhaltes von Gametenmutterzellen mit derber Membran umgebene Parthenosporen (*p*), welche zwar etwas empfindlicher sind als die Zygoten, aber doch im übrigen wie diese keimen. Der richtige Moment zur Ausführung des Experimentes ist gegeben, wenn die bereits durch Fortsätze vereinigten Zellen beginnen, ihren Turgor herabzusetzen und sich zu kontrahieren, meist ehe noch die trennende Wand aufgelöst wurde. Klebs glaubt, daß um diese Zeit erst der eigentliche Geschlechtszustand eintrete und zwar durch gegenseitige Beeinflussung der Gameten lange vor deren stofflicher Vereinigung.

Parthenosporen treten auch in der Natur nicht selten auf und werden in der Literatur vielfach aufgeführt. Ich verweise u. a. auf Wittrock, Gay, West, Zukal, Rosenvinge u. a. Der letztgenannte Autor z. B. fand bei Spirogyra groenlandica fast genau dasselbe, was Klebs bei Sp. varians künstlich hervorgerufen hatte. Im übrigen sind solche Erscheinungen

nicht auf die Gattung Spirogyra beschränkt, sie kehren bei allen Zygnemaceen gelegentlich wieder (vgl. Fig. 39, *3.* S 64).

Von den oben genannten Fällen der Parthenogenesis sind andere zunächst scharf zu trennen, für welche die altbekannte Spirogyra mirabilis Hass. (Fig. 44) und Wittrock's Gattung Gonatonema neben anderen Zygnemaceen den Typus abgeben. In allen diesen Fällen kopulieren die in Frage kommenden Fäden nicht mit anderen, auch tritt keine seitliche

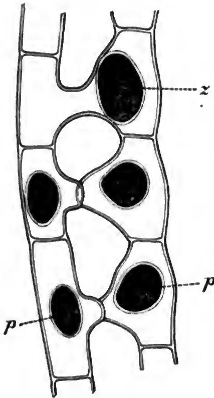


Fig. 43 n. Klebs. *Spirogyra varians.* Zygoten (*z*) und Parthenosporen (*p*) bildend.

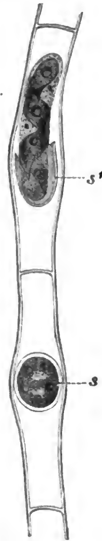


Fig. 44 n. Klebs. *Spirogyra mirabilis.* *s* Spore. *s'* Spore keimend.

Verbindung zweier benachbarter Fadenzellen ein, sondern wie de Bary zuerst zeigte, ballt sich der plasmatische Inhalt ohne weiteres unter Ausstoßung von Flüssigkeit zusammen und umgibt sich mit einer derben Membran (Fig. 44). Die so gebildete Azygospore ist, wie Lagerheim und später Klebs zeigten, keimungsfähig wie jede Zygospore.

Kopulationsfortsätze sind auch nicht andeutungsweise vorhanden und deshalb bleibt es unsicher, wie man unseren Fall aufzufassen habe. Klebs glaubt, das Verhalten der Spirogyra mirabilis sei ein primitives, von Vorgängen dieser Art sei die Kopulation der übrigen Zygnemeen erst herzuleiten. Allein, ich kann mich kaum dazu entschließen, die Spirogyren als

niederste Conjugaten anzusprechen, glaube vielmehr, daß es sich hier wie bei den oben erwähnten Mesotaenien um einen Fall von Apogamie handle.

Bennet hat die Frage diskutiert, ob bei den Spirogyren usw. überhaupt ein Sexualakt vorliege, er hat das bezweifelt, weil Schwesterzellen miteinander seitlich verschmelzen. Mir scheint daraus kein Bedenken zu erwachsen, man erinnere sich nur an kleistogame Blüten.

Von größerem Interesse ist wohl Bessey's Angabe, wonach zwischen Spirogyra majuscula und Spirogyra protecta, die leicht unterscheidbar sind, eine Bastardierung stattfinde. Es entstehe eine normale Zygote.

Bessey's Notiz ist die einzige Angabe, die ich in der Literatur in dieser Richtung finde; die eigenartige Sache sei erneuter Aufmerksamkeit empfohlen.

3. Desmidiaceae.

Wohl in Zusammenhang mit ihrer meist isolierten Lebensweise hat sich die Einzelzelle der Desmidiaceen in der mannigfachsten Weise ausgestaltet. Die bunte Fülle der Formen bildet ein Seitenstück zu den Diatomeen und mit diesen besteht ein Parallelismus auch insofern, als die Systematik sich früh auch dieser zierlichen Gestalten bemächtigte. Die Resultate solcher Forschungen sind niedergelegt in den Werken von Ralfs,

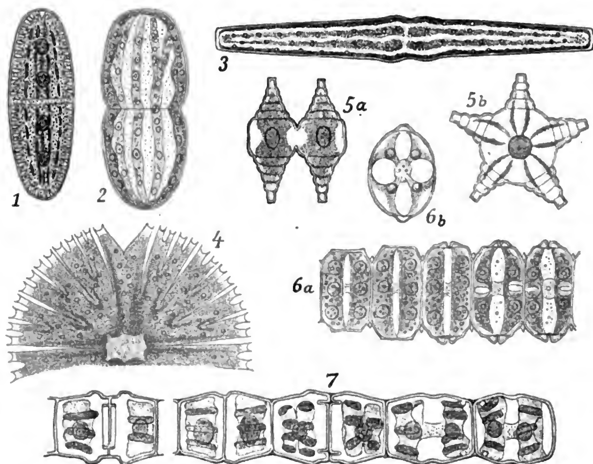


Fig. 45 n. de Bary u. Nägeli. *1 Penium oblongum.* *2 Pleurotaenium turgidum.* *3 Pleurotaenium Trabecula.* *4 Euastrum Rota* Ehrbg. *5 Staurastrum (Phycastrum) crenulatum.* *6 Desmidium Grevillei* de By. *7 Bambusina Brebissonii* de By.

Wille und in zahlreichen anderen, die nicht aufgezählt zu werden brauchen, weil Nordstedt alles zusammengestellt hat.

So leicht sich vielfach die Gattungen unterscheiden, so schwierig wird oft eine Erkennung der Spezies, denn innerhalb dieser sind die Variationen nicht selten recht große. Darüber haben besonders Klebs und Borge berichtet.

Ein Überblick über die wichtigsten Gattungen läßt sich gewinnen, wenn man von Penium und verwandten Formen ausgeht. Penium selbst bildet einfache kurze Stäbchen (Fig. 45, *1*). An Penium reiht sich Closterium (Fig. 46) mit hornförmig gekrümmten Einzelzellen, nach einer anderen Richtung schließt sich an: Pleurotaenium mit stabförmigen Zellen, welche in der Mitte eine schwache aber doch sehr deutliche Einschnürung aufweisen (Fig. 45, *2*, *3*). *Zellform.*

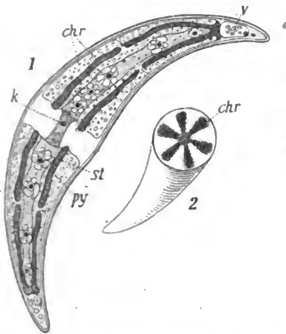


Fig. 46. *Closterium moniliferum.* *1* n. Palla. *2* n. Nägeli. *k* Kern. *chr* Sternplattenchromatophor. *py* Pyrenoid. *st* Stärke.

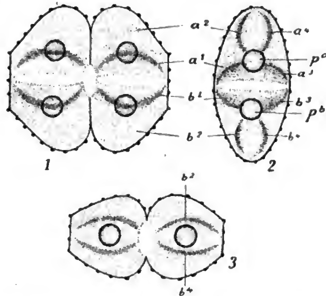


Fig. 47. *Cosmarium Botrytis* n. Nägeli. *1* von der Fläche. *2* von oben. *3* von der Kante. p^a, p^b Pyrenoide. *a*, *b* Chromatophoren.

Nun folgt Cosmarium. Durch eine außerordentlich starke Einschnürung in der Zellmitte (Fig. 47) resultiert hier ein besonders eigenartiges Bild, das noch durch die Abflachung der Zelle gesteigert wird. Danach kann man (Fig. 47) drei ganz verschiedene Bilder einer Cosmariumzelle erhalten, je nachdem man dieselbe von der Fläche (*1*), von der Kante (*3*) oder von der Frontseite (*2*) betrachtet.

Noch stärker abgeflacht als Cosmarium ist Euastrum, das besonders durch starke Einschnitte in die Ränder seiner Zellhälften auffällt (Fig. 45, *4*).

Im Gegensatz zu diesen beiden Gattungen ist das ebenfalls eingeschnürte Staurastrum (Fig. 45, *5*), von der Frontseite betrachtet, sternförmig.

Natürlich ist damit die Mannigfaltigkeit der Zellformen bei den Desmidiaceen noch nicht erschöpft, das Gesagte wird aber zur Orientierung ausreichen.

Erwähnung verdienen aber noch jene Gattungen, bei welchen die Zellen zu vielen miteinander vereinigt sind. Das kann in der Form von Fäden

geschehen, und wenn dann die Einzelzellen an Penien oder Pleurotaenien erinnern, so resultieren Formen wie Hyalotheca, Gymnozyga, Bambusina (Fig. 45, *7*) u. a., wenn sie aber die Umrisse von Cosmarien, Staura-

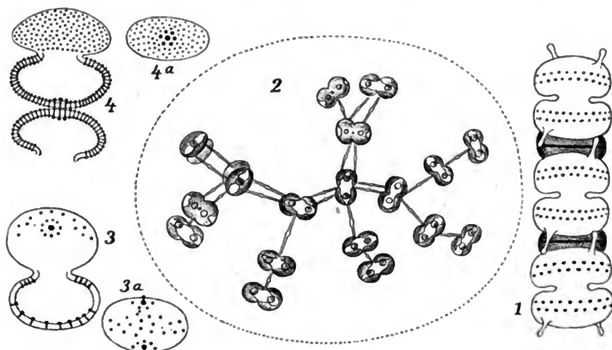


Fig. 48. *1 Onychonema filiforme* Roy et Biss. n. LÜTKEMÜLLER. *2 Cosmocladium saxonicum* n. SCHROEDER. *3* Porenverteilung bei demselben n. LÜTKEMÜLLER. *4* Dass. bei *Sphaerozosma spec.* n. LÜTKEMÜLLER.

stren usw. aufweisen, dann hat man z. B. die Gattung Sphaerozyga (Onychonema) (Fig. 48, *1*) oder Desmidium (Fig. 45, *6*) u. a. m. vor sich.

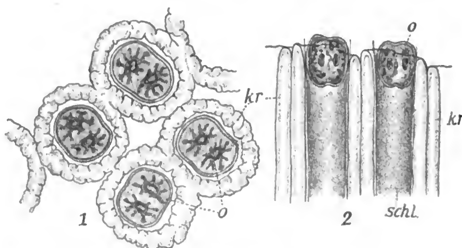


Fig. 49 n. SENN. *Oocardium stratum.* *1* Kalkröhren mit den grünen Zellen von oben gesehen. *2* Dieselben im Längsschnitt. *o* Zellen der Alge. *kr* Kalkröhren. *schl* Schleim.

Es braucht aber keine Fadenvereinigung stattzufinden, so sehen wir z. B. Cosmarium-ähnliche Zellen bei Cosmocladium (Fig. 48, *2*) zu gerundeten Massen kombiniert und bei Oocardium stratum (Fig. 49), das erst SENN als Desmidiacee rekognoszierte, handelt es sich um verkalkte Polster oder

Krusten, die als ziemliche harte Gebilde in kalkhaltigen Wässern vorkommen. Sie setzen sich zusammen aus zahlreichen dichotom verzweigten Kalkröhren (Fig. 49, *kr*), welche untereinander annähernd parallel und außerdem senkrecht zum Substrat gerichtet sind. Die Röhren sind mit Schleim erfüllt und führen (Fig. 49) am Oberende eine grüne, wiederum Cosmarium-ähnliche Zelle. Mit einer Teilung der letzteren wird auch die Zahl der Kalkröhren vermehrt, im übrigen aber ist bislang weder durch SENN noch durch LÜTKEMÜLLER der Bildungsprozeß jener Röhren völlig klar gelegt.

Die Zellwand der Desmidiaceen wird, wie besonders LÜTKEMÜLLER hervorhebt, aus zwei Schichten oder Lamellen von wechselnder Dicke aufgebaut. Die innere besteht offenbar aus reiner Zellulose, während in der äußeren dies Kohlehydrat mit allerlei Substanzen gemengt auftritt. Demgemäß haben die üblichen Zellulosereaktionen in der Innenlamelle stets alsbaldigen Erfolg, an der Außenlamelle bleiben sie bisweilen (Closterium angustatum, attenuatum u. a.) ganz aus, häufiger treten sie mit erheblicher Verzögerung ein. *Zellwand.*

Welcher Art die Einlagerungen in die Außenlamelle seien, ist in den meisten Fällen unbekannt. Nur für Closterium- und Penium-Arten weiß man durch KLEBS, LÜTKEMÜLLER u. a., daß die äußere Wandschicht sehr früh Eisenverbindungen aufspeichert. Solche fehlen der Innenschicht im Jugendstadium ganz, im Alter treten sie dagegen auch hier in geringen Mengen auf. Die Inkrustation ist oft so reichlich, daß man von den fraglichen Closterien Eisenskelette erhalten kann. Penium zeichnet sich dadurch aus, daß die Eisenverbindungen in Form von Stäbchen auftreten, welche einer eisenhaltigen Wandlamelle aufgesetzt sind.

Die Differenzen der beiden Wandschichten sind aber nicht bloß chemischer Natur, LÜTKEMÜLLER wies bei vielen Formen in der Außenlamelle zarte Streifen (Stäbchen) nach, welche nur diese quer durchsetzen (Fig. 50, *3*). Auch das Verhalten der Poren (s. unten) kann in beiden Wandlamellen verschieden sein.

Die Desmidiaceenwandung ist in den seltensten Fällen so glatt wie bei den Zygnemaceen. Es treten vielmehr Buckel, Warzen, Stacheln, Streifen usw. ungemein häufig auf, und fast könnte man behaupten, es gäbe keine Art ohne solche Skulpturen. Die großen Stacheln und Fortsätze geben sich meistens in der Jugend als Ausstülpungen der Membran zu erkennen, in welche von innen her Plasma eintritt. Das kann nach HAUPTFLEISCH auch im Alter so bleiben, doch findet in manchen Fällen eine nachträgliche Ausfüllung mit Zellulosemasse statt; das ergibt sich sicher aus den von LÜTKEMÜLLER angestellten Reaktionen.

Kleinere Warzen usw. sind einfache Membranverdickungen und die Längsstreifen, welche bei Closterium z. B. so häufig sind, stellen sich dar als kleine Leisten mit zwischenliegenden Furchen, an deren Aufbau sich nach LÜTKEMÜLLER Innen- und Außenlamelle beteiligen.

Obwohl schon früher gelegentlich wahrgenommen, sind doch erst durch HAUPTFLEISCH Poren in den Zellwänden der Desmidiaceen im weiteren Umfange bekannt geworden. LÜTKEMÜLLER wie SCHROEDER haben dann die Angaben des ersten Autors teils bestätigt, teils erweitert. *Poren.*

Bei einer immer größeren Zahl von Desmidiaceen sind diese Organe beobachtet, und man wäre geneigt anzunehmen, daß sie auch dort existieren, wo man bislang vergebens suchte, wenn es der letztgenannten Fälle nicht eine immerhin nennenswerte Zahl in nicht wenigen Gattungen (Penium u. a.) gäbe.

Die Poren fehlen wohl immer in den Querbinden (s. unten), im übrigen sind sie bei Arten von Micrasterias (Fig. 50, *7*), Penium usw. völlig gleichmäßig über die ganze Zellwand verteilt. Das wird schon etwas anders bei Cosmarium Botrytis usw. Hier stehen immer vier Poren um die zahlreichen Hautwarzen; letztere selbst sind nicht perforiert, und es gilt allgemein als Regel, daß Fortsätze, Stacheln usw. von den Durchbohrungen frei bleiben. Das läßt sich, wenn man will, auch auf die Closterien anwenden. Die Öffnungen liegen in den Tälchen zwischen den Striemen; sie sind danach in Längsreihen angeordnet.

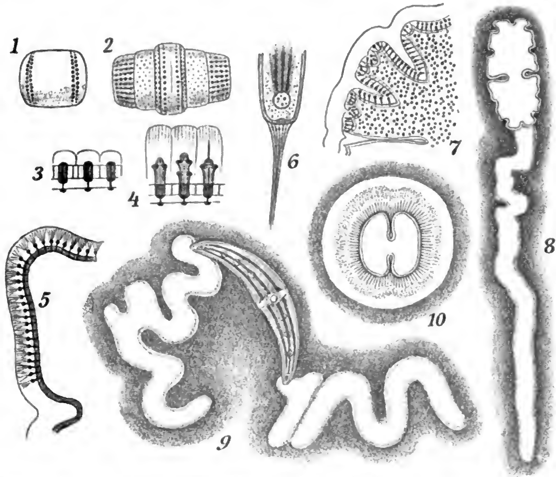


Fig. 50. Poren und Porenapparate, Schleimhülle u. Schleimfäden n. Hauptfleisch, Klebs, Schroeder u. Lütkemüller. *1 Hyalotheca mucosa. 2 Bambusina Brébissonii. 3 Cosmarium turgidum. 4 Xanthidium armatum. 5 Micrasterias. 6 Closterium. 7 Micrasterias. 8 Euastrum. 9 Closterium. 10 Cosmarium.* Die drei letzten von Tusche umgeben.

Bei Closterium tritt nun schon eine Erscheinung hervor, die auch sonst nicht selten ist: die Poren sind an den Spitzen der Zellen größer als an den übrigen Stellen. Fig. 50, *6* zeigt das insofern, als nur diese großen Öffnungen sichtbar sind, und Fig. 48, *4* (Sphaerozosma) demonstriert Vergrößerung und spezifische Anordnung der fraglichen Organe an einer anderen Gattung, die dem Closterium ganz fern steht. Solche Ungleichmäßigkeit in Größe und Verteilung der Poren kann gesteigert werden, und bei Cosmocladium (Fig. 48, *3*) sehen wir z. B. ein Paar von Porenkränzen auf jeder Zellhälfte (Fläche), dazu eine Häufung von Poren an den eingeschnürten Stellen.

Ungleichmäßige Anordnung der Poren wird auch repetiert bei den zu Fäden vereinigten Vertretern unserer Gruppe. Bei Hyalotheca z. B. finden

wir an jedem Ende der Zelle einen Doppelkranz von Öffnungen (Fig. 50, *1*), und bei Bambusina Brébissonii (Fig. 50, *2*) ist die Verteilung der Durchlässe besonders charakteristisch. Die Figur sagt wohl mehr als eine Beschreibung im einzelnen. Zu beachten ist wiederum das Fehlen der Poren an der Querbinde, die Porenringe am Mittelstück und die Differenzen in der Anordnung an den konischen Teilen der Membran. Auch bei anderen Gattungen kommen natürlich noch mancherlei eigenartige Porenstellungen vor, doch braucht darauf kaum eingegangen zu werden.

Erwähnung verdient aber wohl noch, daß besonders dort, wo sich größere Porengruppen, speziell an den Zellenden, vorfinden, auch die Zellwand eigenartig verdickt (Fig. 50, *6*) oder sonst modifiziert zu sein pflegt. KLEBS, LÜTKEMÜLLER u. a. berichten darüber.

Kein Zweifel besteht heute mehr darüber, daß die Poren Organe für Schleimbildung sind. Solche kann einseitig oder allseitig erfolgen. Im letzten Falle resultieren Gallerthüllen, welche zum mindesten den größten Teil der Zelle einschließen, und solche sind bei einer großen Zahl von Desmidiaceen durch HAUPTFLEISCH, KLEBS, LÜTKEMÜLLER und SCHROEDER nachgewiesen; ob sie überall vorhanden seien, läßt sich noch nicht übersehen. *Gallerte.*

Die Konstatierung solcher Tatsachen wird dadurch erschwert, daß die zur Hüllbildung befähigten Formen zeitweilig nackt sind (z. B. in alten Kulturen). Wie oft eine Hülle erneuert werden könne, ist unbekannt; vermutlich kann sich der Vorgang einige Male wiederholen.

Am leichtesten sichtbar werden die Gallerthüllen, wenn man mit SCHROEDER die Zellen in Tusche oder Sepia, welche mit Wasser aufgeschwemmt wurde, einführt. Da zeigt sich dann, daß die Gallerte in gewissen Fällen (Arthrodesmus usw.) strukturlos ist, während sie in der Regel aus zwei (Fig. 50, *5*, *7*) oder gar aus drei annähernd parallel laufenden Lagen aufgebaut erscheint (Fig. 50, *10*). Die äußere Schleimschicht läßt meistens von Struktur nichts erkennen, auch die Mittelschicht pflegt, falls sie überhaupt vorhanden, nichts besonderes zu bieten; die Innenschicht aber hat die bekannte Stäbchenstruktur (Fig. 50, *7*, *10*). Nach HAUPTFLEISCH, LÜTKEMÜLLER u. a. handelt es sich aber bei diesen der Wand senkrecht aufgesetzten „Stäben" um Gallertprismen (Fig. 50, *3*, *4*), welche so dicht gestellt sind, daß sie sich durch seitlichen Druck polygonal abplatten.

Wie sich der Übergang von der Prismenschicht zu den peripheren Schleimlagen vollziehe, vermag ich aus den Angaben der Autoren nicht genügend zu erkennen, dagegen ist aus allen Berichten leicht zu erfahren, daß je ein Gallertprisma einem Porus entspricht, und daraus folgt wohl, daß die Poren den Schleim liefern.

Die Autoren sind darüber einig, daß die Poren o f f e n e Kanäle in der Zellwand sind; während aber HAUPTFLEISCH Plasma durch dieselben nach außen hervortreten läßt, verneinen dies LÜTKEMÜLLER und SCHROEDER, wie mir scheint, mit Recht, und sprechen von einer Ausfüllung durch Gallerte.

Letztere ist durch Fuchsin und ähnliche Mittel gut sichtbar zu machen, und mit Hilfe solcher Agentien bemerkt man dann auch, daß die Porenapparate (LÜTKEMÜLLER) nicht so ganz einfach gebaut sind. Wie weit freilich Färbungen an solchen empfindlichen Objekten die wahre Struktur wiederspiegeln, ist vor der Hand kaum zu entscheiden.

Nach LÜTKEMÜLLER endigen die Fäden, welche die Porenkanäle durchsetzen, auf der Innenseite der Zellwand mit einem Knoten (Fig. 50, *3*),

und dasselbe kann auch auf der Außenseite zutreffen (Fig. 50, *3*); bunter aber wird die Sache dadurch, daß sich häufig die Porenorgane in der Innenschicht der Zellwandung anders verhalten als in der Außenschicht. In letzterer wird nämlich der Porenkanal, resp. der diesen ausfüllende Gallertfaden von einem Mantel umhüllt, wie das aus Fig. 50, *3* ersichtlich ist. In diesem Falle tritt die Gallerte, wie wir das schon erwähnten, nur in Form einer Kappe über die Außenseite der Membran vor, in anderen Fällen aber (Fig. 50, *4*) löst sie sich in allerlei Figuren auf, die LÜTKEMÜLLER wohl unnötig als Endnelken bezeichnet. Ob das dieselben Gebilde sind, welche SCHROEDER als strahlige Körper zeichnet (Fig. 50, *5*), lasse ich dahingestellt. Die recht schwierige Sache muß wohl noch weiter geprüft werden, und es muß sich dann zeigen, ob etwa die skizzierten Strukturen das Aufquellen der aus den Poren vortretenden Gallerte zum Ausdruck bringen, wie das SCHROEDER vermutet.

Wir wenden uns zu den einseitigen resp. lokalisierten Gallertausscheidungen. Auch sie gehen wohl stets aus Poren hervor und werden besonders dort entwickelt, wo an den Zellenden usw. größere Organe dieser Art solchen Prozeß erleichtern.

Die hier zu besprechenden Schleimmassen dienen einerseits der Verkettung von Zellen zu Verbänden, andererseits der Bewegung isoliert lebender Arten.

Tritt die Gallerte als Kittsubstanz auf, so ist sie dort meist nur in Spuren gegeben, wo in den Fäden die Frontwände glatt aufeinander stoßen, wie bei Hyalotheca, Bambusina u. a. (Fig. 45), reichlicher ist sie schon sichtbar, wo die Frontwände Fortsätze aufweisen, wie z. B. bei Desmidium-Arten. An den Nachbarzellen korrespondieren diese miteinander und werden dann durch Gallerte verkittet. Noch schärfer tritt die Verbindungsgallerte bei Sphaerozosma hervor, hier bildet sie geradezu Bänder (Fig. 48, *1*); bei Cosmocladium endlich (Fig. 48, *2*) wird sie aus den in der Einkerbung der Zellen liegenden Poren fädig hervorgesponnen. Ähnliches wiederholt sich in anderen Fällen.

Die Bewegungsgallerte, wie sie kurz genannt sein möge, tritt, das fand bereits KLEBS, ebenfalls aus den Endporen hervor und wird bei Cosmarium, Penium, Closterium usw. oft in recht kurzer Zeit abgeschieden. Die durch SCHROEDER in Fig. 50, *8*, *9* mittelst Tusche sichtbar gemachten Fäden sind das Resultat nur einstündiger Arbeit seitens der Zellen. Der Materialverbrauch für diesen Zweck ist scheinbar ein sehr großer, doch weist SCHROEDER darauf hin, daß die Zellen nur relativ wenig Gallerte in gleichsam konzentriertem Zustande sezernieren, daß diese aber fast unbegrenzt quellungsfähig ist.

Bewegung. Mit solchen Schleimbildungen hängt nun die Bewegung der Desmidiaceen von Ort zu Ort aufs engste zusammen. Es handelt sich bei diesem Prozeß niemals um Schwimmbewegungen frei im Wasser, etwa wie bei den begeißelten Schwärmern, vielmehr ist stets ein festes Substrat für dieselben erforderlich, und nun kann die bewegliche Zelle auf oder an der Unterlage hingleiten, oder sie kann sich, gestützt auf die Gallertstiele (Fig. 50, *8*) über dieses erheben.

Gleiten und Emporsteigen sind aber meist keine einfachen Bewegungen, vielmehr führt häufig das eine Zellende pendelnde und kreisende Bewegungen aus, während das andere durch den Schleimstiel in relativ fester Lage gehalten wird. Das ist u. a. bekannt für Pleurotaenien, besonders auffallend bei Closterium-Arten.

Closterium acerosum z. B. gleitet auf festen Substraten vorwärts, indem das eine Zellende dieses annähernd berührt, während das andere um 10, 30, 50° über dasselbe erhoben ist und gleichzeitig pendelnde Bewegungen ausführt. Andere Closterien, z. B. Clost. moniliferum, schlagen Purzelbäume. Auch hier ist das eine Ende emporgehoben, während das andere relativ fest sitzt; nach einiger Zeit aber senkt sich das erstere, setzt sich seinerseits fest und nun erhebt sich das entgegengesetzte Ende vom Substrat. Dies Spiel wechselt mannigfaltig.

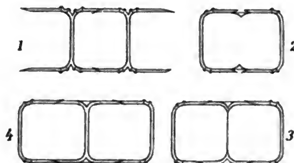


Fig. 51 n. HAUPTFLEISCH. *Hyalotheca mucosa.* Zellteilung.

Solche Bewegungen können auf Reize hin von der Pflanze in verschiedene Bahnen gelenkt werden; darauf wird im Kapitel über die Reize einzugehen sein. Die Tatsachen interessieren uns aber hier, weil sie die Frage anregen, ob und wie weit der Schleim die Ursache der Desmidiaceenbewegung sei, wie das die meisten Autoren annehmen. Das mechanische Hilfsmittel für diesen Prozeß ist er ja jedenfalls; es ist aber bislang nicht klar, wie die Zelle dies Mittel zur willkürlichen Steuerung verwendet.

Schalenbau u. Teilung.

HAUPTFLEISCH stellte zuerst fest, LÜTKEMÜLLER u. a. bestätigten es, daß die Wandung der Desmidiaceenzelle etwa so, wie diejenige der Conferven (S. 21), aus zwei Schalenhälften besteht, welche durch Behandlung mit Alkalien, Fäulnis usw. voneinander getrennt werden können. Die Schalenränder sind so zugeschärft, daß der eine über den anderen übergreifen kann (Fig. 51, *1*).

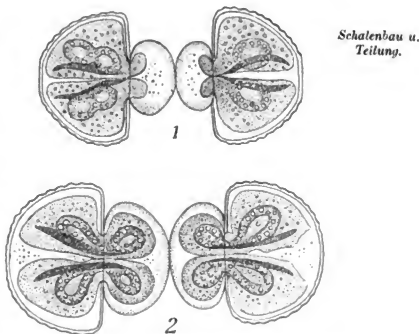


Fig. 52 n. DE BARY. *Cosmarium Botrytis* Menegh. Teilungsstadien.

Die Schalenstruktur wird besonders deutlich bei der Zellteilung. Soll diese beginnen, so wird an der Verbindungsstelle der Schalen ein Zellulosering, zunächst von geringer Breite, angelegt, bald darauf weichen die Membranhälften auseinander (Fig. 51, *2*) und der Ring wird in die entstehende Lücke eingeschoben, um sich weiterhin zu einem langen zylindrischen Stück auszugestalten, das mit seinen Rändern beiderseits unter die alten Schalen greift (Fig. 51, *3*, *4*). Schon kurz nach Herstellung des Ringes entsteht aber auch die Anlage der neuen Querwand in Gestalt einer nach innen ragenden Leiste (Fig. 51, *2*), die wie bei Spirogyra irisartig nach innen wächst und die beiden Schwesterzellen trennt. Anfangs zart (Fig. 51, *3*) wird die

Wand später verdickt (Fig. 51, *4*), und endlich spaltet sie sich in zwei Lamellen, die bei Hyalotheca, welche wir als Beispiel wählten, in Zusammenhang bleiben, bei vielen anderen Arten aber auseinanderfallen.

Die jungen Schalen sind anfänglich ganz glatt, erst später treten die Wandskulpturen, die Durchbohrungen usw. nach HAUPTFLEISCH auf und dann werden auch aus den Poren Gallertprismen auf den neuen Membranstücken ausgeschieden. Die abweichende Angabe von KLEBS, wonach der Schleim von der alten Zellhälfte auf die neue gleichsam herüberquelle und dort die Basis für die neue Gallerte schaffe, dürfte kaum zutreffen.

Der Hyalotheca ähnlich verhalten sich nicht wenige Desmidiaceen. Dort, wo bei Fadenformen wie Desmidium usw. die Einzelzellen nur durch Vorsprünge der Frontwände in Verbindung stehen, entwickeln sich jene Fortsätze natürlich erst ziemlich spät, nachdem schon die Spaltung und Trennung in den jungen Querwänden Platz gegriffen hat. Prinzipiell kaum verschieden, äußerlich ein wenig anders, verlaufen die Dinge bei denjenigen Desmidiaceen, deren Zellen in der Mitte eingeschnürt sind, z. B. bei Cosmarium. Die in der Einschnürung anfangs vereinigten Schalen trennen sich hier und bilden, wie bei Hyalotheca, eine Querwand, die sich aber sehr zeitig in zwei Lamellen spaltet. Die Querwand hat anfangs nur die Größe des Isthmus, sowie sie aber gespalten ist, zeigen die jungen Hälften ein rapides Flächenwachstum (Fig. 52, *1*, *2*); das Ganze erweitert sich bruchsackähnlich und wird durch Plasma aus den älteren Hälften ausgefüllt. So wächst der junge Teil zur Größe des älteren heran. Die Membran, deren Entstehung wir soeben schilderten, bleibt skulpturlos, innerhalb derselben aber bildet sich eine neue, die nun ihrerseits die ganze Struktur aufweist, welche jeweils den Spezies eigen ist. Sobald der Ausbau dieser vollendet ist, wird die primäre Haut abgestoßen.

Fig. 53. *1—3 Closterium moniliferum* Zellteilung n. ALFR. FISCHER. (Die Figuren sind nach LÜTKEMÜLLER nicht ganz genau. Die alten Schalen greifen über die jungen.) *4 Closterium turgidum* n. LÜTKEMÜLLER. Stück der Membran aus der Zellmitte, im Längsschnitt. *R* Ringfurche. *q* Querbinden. *S* Schale.

Diese Häutung der jungen Zellhälften, die schon DE BARY beschrieb, sahen verschiedene Beobachter, besonders LÜTKEMÜLLER, bei zahlreichen Gattungen vom Typus des Cosmarium, außerdem bei Penium-Arten usw.; wie weit sie verbreitet sei, ist noch nicht ganz klar. Kleine Differenzen bestehen auch unter den Autoren über die Bedeutung der ersten Membran; ich verweise auf LÜTKEMÜLLER.

Von dem bisher besprochenen Modus ein wenig abweichend erscheint die Zellteilung der Bambusina (Fig. 45, *7*), bei welcher Ringfalten wie bei Spirogyra erscheinen, und besonderer Besprechung bedürfen Wandbau und Teilung bei den Closterien, die von FISCHER, HAUPTFLEISCH und LÜTKEMÜLLER untersucht wurden. Bei zahlreichen Arten dieser Gattung bemerkten schon die alten Autoren etwa in der Zellmitte Querstreifen (Fig. 54), welche kurze, fast zylindrische Stücke der Membran, die Querbinden, begrenzen. Die Zahl der letzteren ist variabel. Um diese Gebilde zu verstehen, gehen wir mit LÜTKEMÜLLER von einer eben erst aus der Zygote ausgeschlüpften Zelle (Keimling) aus (Fig. 53, *1* u. 54, *1*). Diese hat nur einen Querstreif in der Mitte und LÜTKEMÜLLER findet, daß an jener Stelle eine schwache Einschnürung (Ringfurche) vorhanden ist, die etwa derjenigen bei Penien oder auch bei den Cosmarien entsprechen mag. Das Gebilde war bislang übersehen, es ragt nach innen in das Zelllumen vor und ist auch dort farblos, wo die übrigen Membranteile durch Eisen usw. pigmentiert sind. Fig. 53, *4* zeigt die Ringfurche (*R*) an einem Schalenstück, das bereits zwei Querbinden entwickelt hat. Die Teilung der Zelle beginnt damit, daß die Schalenhälften unter Dehnung der Ringfurche auseinander rücken. So entsteht ein Membranring und an diesen setzt dann (Fig. 53, *1*) die Querwand an, welche sich, wie bei Hyalotheca, Cosmarium u. a., später in zwei Lamellen spaltet. Diese lösen sich sehr bald voneinander und nun findet unter raschem Wachstum der neuen Membranhälften (Fig. 53, *2*, *3*) eine Ergänzung zur normalen Zelle statt. Das ist, wie man sieht, den Vorgängen bei Cosmarium durchaus ähnlich, nur von einer Häutung ist nichts sichtbar.

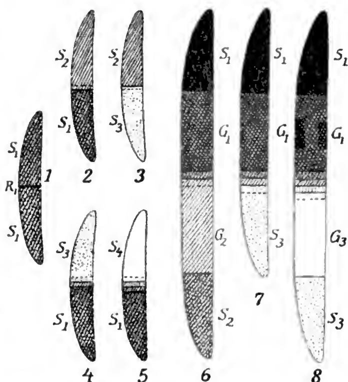


Fig. 54 n. LÜTKEMÜLLER. *1*—*5* Teilungsschema für *Closterien* ohne Gürtelband. *6*—*8* dass. für Gürtelband-*Closterien*. *S* Schalen. *G* Gürtelbänder. *R* Ringfurche.

Die weiteren Teilungen des als Beispiel gewählten Closterium-Keimlings sind nun ganz abweichend von dem, was wir bis jetzt im Reiche der Desmidiaceen kennen lernten, denn es findet von nun an keine Loslösung der Schalen an deren Verbindungsstelle mehr statt, vielmehr bildet sich nicht fern von der letzteren (aber ganz unabhängig von ihr) in der jüngeren Membranhälfte S_2 der Fig. 54, *2* eine neue Ringfurche und diese funktioniert genau so wie die erste ihres Namens. Infolgedessen entsteht an der mit S_2 (Fig. 54, *3*) bezeichneten jüngeren Zellhälfte eine neue, sagen wir S_3, und an S_1 (Fig. 54, *4*) bildet sich ebenfalls eine solche (S_3) heraus, aber die beiden resultierenden Zellen sind verschieden; die Zelle Fig. 54, *3* hat zunächst keine Querbinde, dagegen Fig. 54, *4* besitzt eine solche und diese entstammt der mit S_2 in Fig. 54, *2* bezeichneten Schale. Wenn jetzt weitere Zellteilungen einsetzen, so erfolgt das stets unter Bildung einer Ringfurche in der jeweils jüngeren Schale (Fig. 54, *3*, *4*, *5*) und

damit ist gesagt, daß auch jedesmal eine neue Querbinde entstehe, wie das aus Fig. 54 ersichtlich ist. Wie viele von solchen sich an einer alten Schale sukzessive bilden können, ist nicht genau bekannt. Klar ist aber, daß die aus einem Keimling hervorgehenden Tochter-, Enkel- usw. Zellen in puncto Querbinde alle mehr oder weniger verschieden sein müssen. LÜTKEMÜLLER hat das im einzelnen auseinandergesetzt.

Neuere Erfahrungen scheinen mir darzutun, daß die Querbinden keiner Closterium-Art fehlen, nicht allen sind dagegen die Gürtelbänder eigen, welche Fig. 54, *6—8* schematisch wiedergibt. Bei diesen Gebilden handelt es sich um Einschiebung von annähernd zylindrischen Stücken (*G*) zwischen die Ringfurchen resp. Querbinden und die eigentlichen Schalen (*S*). Das wird wiederum am einfachsten aus den Figuren klar. In Fig. 54, *6* erkennt man die Schalen S_1 und S_2, die Gürtelbänder G_1 und G_2, die Querbinde und eine Ringfurche (punktierte Linie in dem schraffierten Gürtel). Durch Vermittelung dieser entsteht außer einer neuen Querbinde die Schale S_3 (Fig. 54, *7*). Das Ganze erscheint zunächst noch unsymmetrisch. Die Gleichmäßigkeit wird aber bald hergestellt, denn in S_3 entsteht eine neue Ringfurche, diese reißt auf und durch Streckung wird das Gürtelband G_3 herausgebildet (Fig. 54). Daß dabei auch eine Querbinde abfalle, ist aus den Figuren wohl ohne weiteres ersichtlich und so ergibt sich, daß bei den Gürtelbandclosterien die vollständige Ausbildung einer Zellhälfte zwei Querbinden erfordert, im Gegensatz zu den gürtelbandlosen, bei welchen der gleiche Prozeß nur e i n Gebilde dieser Art liefert.

Den Closterien in mancher Beziehung ähnlich verhalten sich die Penien, die Bildung von Gürtelbändern vollzieht sich aber viel unregelmäßiger. Ich muß dieserhalb auf LÜTKEMÜLLER verweisen.

Zellinhalt. Von den Inhaltskörpern der Desmidiaceen-Zelle sollen die eigenartigen Chromatophoren an anderer Stelle behandelt werden; hier sei nur daran erinnert, daß (abgesehen von Pleurotaenium) meistens Plattensysteme vorliegen, welche von einem zentralen, kompakten Körper ausstrahlen.

Vom Kern wäre nur hervorzuheben, daß er sich gewöhnlich in der Mitte der Zelle zwischen den symmetrisch gelagerten Chromatophoren vorfindet, d. h. bei den eingeschnürten Formen in oder nahe der Einschnürung; über seine sonstigen Beziehungen zu den Chromatophoren möge auch in dem diese Organe speziell behandelnden Kapitel nachgesehen werden.

Das Protoplasma bildet den üblichen Wandbelag und meistens auch eine mittlere Brücke für den Zellkern; es muß auch die sämtlichen Chromatophorenplatten überziehen. Schon die älteren Beobachter, sowie DE BARY beschreiben eine z. B. bei Closterium recht lebhafte Bewegung — d. h. Strömung von üblicher Form — namentlich im Wandbelag.

Vakuolen sind überall zwischen den ausstrahlenden Platten der Chromatophoren in verschiedenster Größe gegeben und besonders sind von Alters her mehr oder weniger kugelige Vakuolen aufgefallen, welche bei Closterium, Penium usw. in den Zellenden in Einzahl, oder in den Lappen von Micrasterias in Zweizahl gegeben sind. Diese Kugelvakuolen sind wohl nur abgegliederte Räume des gesamten Vakuolensystems. Ihre Umrisse wechseln, vermutlich in Zusammenhang mit den Plasmaströmungen der Gesamtzelle.

In diesen Endvakuolen werden nun bei Closterium, Penium, Pleurotaenium usw. stets, bei Micrasterias, Euastrum und Cosmarium gelegentlich mehr oder weniger reichliche Mengen von stäbchenförmigen Gipskristallen gefunden, welche in der Regel eine lebhafte Bewegung aufweisen. Diese Bewegung ist nach ALFR. FISCHER zum Teil eine sog. molekulare, zum Teil aber wird sie durch die Plasmaströme bedingt,

welche die Vakuole umkreisen und deren wässerigen Inhalt in Mitleidenschaft ziehen.

Die Gipskristalle, welche übrigens bisweilen auch in allen anderen Vakuolen gefunden werden, entstehen nach FISCHER im Plasma, um erst später in die Vakuolen eingeführt zu werden.

Außer Gips werden noch mancherlei körnige Bestandteile in den Desmidiaceenzellen von FISCHER u. a. angegeben. Es ist aber nicht recht zu übersehen, ob sie mit den bei Zygnemen wohl vorkommenden Öltröpfchen oder mit PALLA's Karyoiden (die auch bei allen Desmidiaceen gefunden wurden) identisch sind, oder ob sie Körper eigener, wenig bekannter Art darstellen.

Sexualität.

Die Kopulation der Desmidiaceen gestaltet sich recht übersichtlich bei Closterium parvulum und einigen verwandten Arten. Die Zellen derselben nähern sich paarweise und werden durch weiche Gallerthüllen zusammengehalten. Dabei liegen zwar die Zellen einander annähernd parallel, doch wird diese Stellung keineswegs immer eingenommen.

Nach einiger Zeit klappen die Schalen an ihrer Verbindungsstelle auseinander und treiben (Fig. 55, *1*) Kopulationsfortsätze, die sich bald berühren. Letztere sind Neubildungen, mehr oder weniger unabhängig von den Schalen, das gibt sich schon in den etwas abweichenden chemischen Reaktionen derselben zu erkennen.

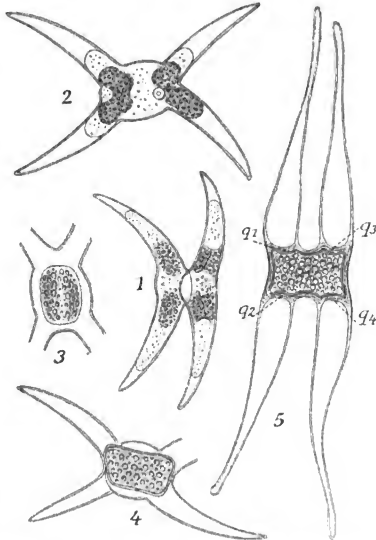


Fig. 55 n. DE BARY. Kopulationsvorgänge. *1—4* bei *Closterium parvulum* Näg. *5* bei *Clost. rostratum* Ehrb. *q* Querwände, welche die leeren Schalenteile abgliedern.

Die anfangs schmalen Kopulationsfortsätze schwellen an und lösen die trennenden Berührungsflächen auf, sodaß in der Mitte ein stark erweiterter Kopulationskanal entsteht, in welchen dann der ganze Plasmainhalt der Mutterzellen einwandert, um sich dort zu vereinigen (Fig. 55, *2*). Die unter Kontraktion entstehende Zygote liegt zunächst nackt in dem Kanal (Fig. 55, *3*) ohne die Wände zu berühren; dann umgibt sie sich mit Membran (Fig. 55, *4*) und füllt sich natürlich mit Reservesubstanzen. Sieht man von

den durch die differente Form der Zellen gegebenen Abweichungen ab, so stimmt alles Wesentliche mit Debarya unter den Zygnemeen überein (S. 64).

Aber nicht alle Closterium-Arten verhalten sich genau so, vielmehr geberden sich manche (z. B. Clost. Lunula) so, wie wir es bereits bei Gonatozygon gesehen haben, d. h. die von den gepaarten Zellen entwickelten Kopulationsfortsätze (Fig. 57, *3, 4*) schwellen sehr rasch auf und lassen ebenso rasch ihre Wand zu einem Schleim verquellen, der, anfangs noch sichtbar, später überhaupt nicht mehr zu erkennen ist. Die Vereinigung der Gameten, welche die alten Schalen völlig räumen, findet dann innerhalb der strark verschleimten Kopulationsfortsätze statt. Das ist aber auch in dieser Beziehung der ganze Unterschied von Clost. parvulum.

Noch ein dritter Modus der Kopulation ist bei Closterium rostratum und Verwandten (Fig. 55, *5*) zu verfolgen, er wiederholt die Vorgänge bei gewissen Mesocarpeen. Hier wird nämlich die Wandung des Kopulationskanals, sowie ein Teil der alten Zellwände der Gametenmutterzellen (zum wenigsten im Anfang) mit in die Zygotenbildung einbezogen (Fig. 55, *5*), indem vier Querwände (*q1—4*) die leeren Membranstücke abgliedern.

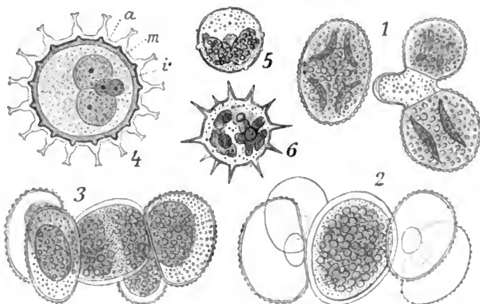


Fig. 56. *Cosmarium Botrytis* n. DE BARY und KLEBAHN. *1*, 3, 2 Kopulationsprozess. *4—6* Entwickelung der Zygote. *a* Außen-, *m* Mittel-, *i* Innenschicht der Membran.

Danach sind in einer und derselben Gattung fast alle Modalitäten der Kopulation vertreten, welche wir schon bei den Zygnemaceen verfolgten. Sie kehren natürlich auch bei anderen Desmidiaceen wieder. Besonders häufig ist der zweiterwähnte Fall: Vereinigung der Gameten in einer Schleimmasse, welche aus den Wandungen der Kopulationskanäle hervorgeht. Dabei werden dann in der Regel (Cosmarium Fig. 56) die Längsachsen der kopulierenden Zellen miteinander gekreuzt, und ferner tritt bei vielen sehr deutlich die Trennung der Schalenhälften voneinander, sowie ihre Abstreifung seitens der Gameten hervor (Fig. 56, *1—3*). Leere Schalen hängen nicht selten noch an den reifen Zygoten (Fig. 56, *2*).

Die fädigen Desmidiaceen zerfallen häufig vor Beginn der Kopulation, und dann kann natürlich auch eine gekreuzte Lage zustande kommen,

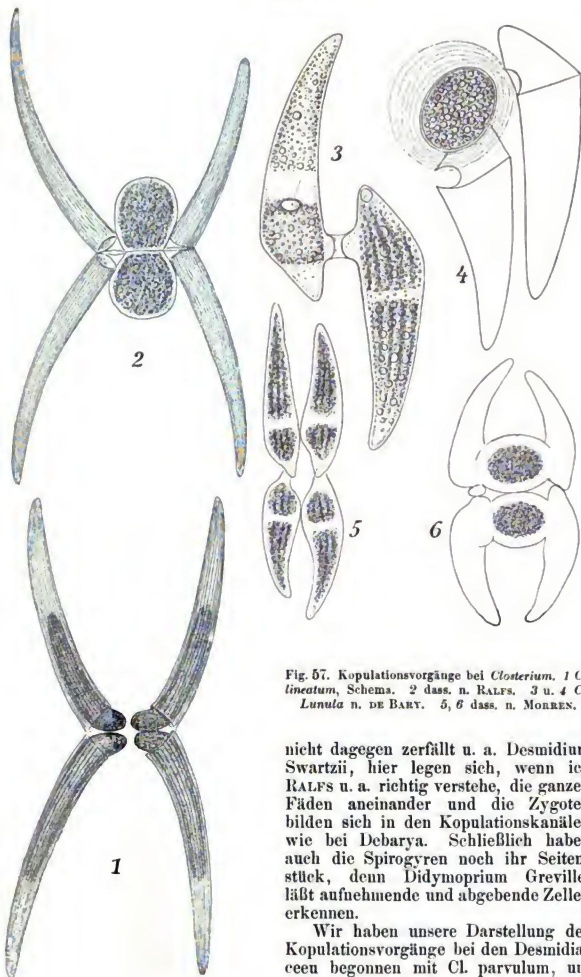


Fig. 57. Kopulationsvorgänge bei *Closterium*. *1 Cl. lineatum*, Schema. *2* dass. n. Ralfs. *3* u. *4 Cl. Lunula* n. de Bary. *5*, *6* dass. n. Morren.

nicht dagegen zerfällt u. a. Desmidium Swartzii, hier legen sich, wenn ich Ralfs u. a. richtig verstehe, die ganzen Fäden aneinander und die Zygoten bilden sich in den Kopulationskanälen wie bei Debarya. Schließlich haben auch die Spirogyren noch ihr Seitenstück, denn Didymoprium Grevillei läßt aufnehmende und abgebende Zellen erkennen.

Wir haben unsere Darstellung der Kopulationsvorgänge bei den Desmidiaceen begonnen mit Cl. parvulum, um

die Übereinstimmung und den Parallelismus mit den Zygnemaceen hervortreten zu lassen; damit ist aber nicht ohne weiteres gesagt, daß man Cl. parvulum als eine der ältesten Formen ansprechen müßte. Ich glaube, man kommt auf die ältesten Desmidiaceenformen, wenn man Cl. lineatum betrachtet, dessen Kopulationsmodus die älteren Autoren gewöhnlich als „eigentümlich“ bezeichnen.

Nach AL. BRAUN, der die alten Figuren von RALFS erst verständlich machte, leider ohne eigene zu geben, legen sich zwei erwachsene Exemplare von Cl. lineatum in der üblichen Weise parallel, und auch hier klappen die Schalenhälften hornartig auseinander, jetzt aber sieht man, daß jede Gametenmutterzelle schon eine Querteilung ihres Inhaltes aufzuweisen hat. Demnach dringen nun aus jedem Hornpaar zwei Gameten hervor, wie das am einfachsten aus dem Schema Fig. 57, *1* (nach AL. BRAUN's Angaben skizzirt) ersichtlich ist. Die Gameten aus verschiedenen Mutterzellen vereinigen sich nun paarweise und geben auf nicht weiter zu schildernde Weise die von RALFS gezeichneten „Doppelsporen“ (Fig. 57, *2*).

An das scheinbar eigentümliche Closterium lineatum schließen sich nun andere Closterium-Arten an. DE BARY schildert die übliche Parallelstellung der geschlechtsreifen Zellen von Clost. Ehrenbergii und Clost. Lunula und hebt dann hervor, daß in jeder derselben (Fig. 57, *5*) eine Teilung beginnt. Die Tochterzellen finden aber keine Zeit, ihre verlorenen Hälften zu ergänzen, vielmehr reißen sie auf, ehe dieser Akt beendet ist, und nun kopulieren die gegenüberliegenden Zellhälften paarweise (Fig. 57, *6*) wie das aus MORREN's noch etwas primitiven Figuren, die aber DE BARY anerkennt, deutlich hervorgeht. Wenn auch die kopulierenden Zellen zumeist parallel liegen, so können sie doch andere Lagen einnehmen, z. B. diejenige, welche DE BARY in Fig. 57, *3* zeichnet.

Die soeben geschilderten Vorgänge erinnern ungemein lebhaft an das was ARCHER für Spirotaenia (S. 55, Fig. 33) angegeben hat und an das, was sich auch bei Penium-Arten abzuspielen scheint; ich stehe deshalb nicht an, zu vermuten, daß die „doppelsporigen“ Desmidiaceen (Penien, Closterien) der Urform am nächsten stehen. Die von anderen Arten und Gattungen in Einzahl gebildete Zygote wäre dann abgeleitet und wie sie entstanden, wäre nicht so schwer vorstellbar.

Wir sehen (Fig. 57, *3—6*), daß die kopulierenden Zellen von Clost. Lunula die jüngere Schale noch nicht völlig entwickelt haben, auch bei Cosmarium Botrytis ist das nach DE BARY sehr häufig und ebenso ist es bei anderen Arten beobachtet. Man würde dann wohl die Annahme gelten lassen, daß die Desmidiaceen sämtlich kurze Zeit vor der Kopulation ihre Zellen teilen, und der Unterschied zwischen den einzelnen Formen bestände darin, daß die einen sofort nach der Teilung in die Kopulation eintreten, während andere sich vor Beginn dieses Prozesses die Zeit nehmen, die „verlorene“ Zellhälfte wenigstens annähernd zu ergänzen. Somit wäre DE BARY's Annahme nicht notwendig, nach welcher sehr häufig Schwesterzellen miteinander kopulieren. KLEBAHN bezweifelt das auch auf Grund seiner Beobachtungen.

Das Vorgetragene bedarf gründlicher Nachuntersuchung, die ich meinerseits nicht ausführen konnte, doch dürfte alles, was in der Literatur vorliegt, auf unsere Auffassung deutlich hinweisen.

Die endgültige Ausgestaltung der Desmidiaceen-Zygoten zeigt viele Anklänge an die gleichnamigen Vorgänge bei den Zygnemeen.

Zygotenmembran. Die Membran der jungen Zygote ist nach DE BARY in allen Fällen kugelig glatt (Fig. 56, *5*), erst später treibt die primäre Wand Aussackungen,

die natürlich im Einzelfall ungemein verschieden sind. Die Ausstülpungen sind zunächst von dünner Membran umgeben (Fig. 56, *6*) und von Plasma erfüllt, allmählich aber zieht sich dieses zurück und an seiner Stelle wird Zellulose abgelagert bis alles mit dieser ausgefüllt ist (Fig. 56, *4*).

Jetzt erst beginnt die Entwickelung der Mittelhaut (Fig. 56, *4*, *m*), welche an der Basis der Stacheln schwach in diese vorspringt, und endlich folgt die völlig glatte Innenhaut (Fig. 56, *4*, *i*), welche vielfach erst bei der Keimung sichtbar wird, wenn sie auch schon lange vorher gebildet ist. So DE BARY; nach SCHMITZ und BERTHOLD dagegen verlängern sich die ursprünglich von innen her gebildeten Stacheln noch durch zentrifugales Wachstum an ihrer Oberfläche, bilden event. auch nachträglich Verzweigungen usw. Hierfür muß nach BERTHOLD event. ein Periplasma verantwortlich gemacht werden, doch liegt ein sicherer Nachweis nicht vor.

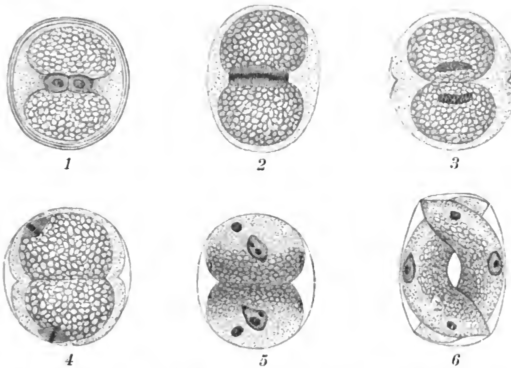


Fig. 58. *Closterium*-Keimung n. KLEBAHN. *1* Zygote vor der Kernverschmelzung. *2* Erste Mitose im ausgeschlüpften Zygoteninhalt. *3* Zweikernstadium. *4* Zweite Mitose. *5* Zweizellenstadium mit Groß- und Kleinkern. *6* Ausgestaltung der Keimlinge.

Wie bei den Zygnemeen so treten auch bei den Desmidiaceen die Kerne sehr zeitig (vor den Chromatophoren) in die Kopulationsfortsätze, die Gameten kontrahieren sich ebenfalls stark unter Ausscheidung wässeriger Lösung. Konnte aber schon bei manchen Spirogyren eine verzögerte Kernverschmelzung konstatiert werden, so tritt das bei den von KLEBAHN untersuchten Formen noch viel schärfer in die Erscheinung — die Zygoten überwintern mit getrennten Kernen, diese verschmelzen erst bei beginnender Keimung. *Zygotenkerne.*

In den jungen Zygoten von Closterium, welche von April bis Juni entstehen mögen, liegen die beiden Kerne noch weit voneinander entfernt und vier Chromatophoren mit Pyrenoiden sind deutlich sichtbar. Reift dann die Zygote aus, so ballen sich die Chloroplasten zu zwei gelblichen Klumpen, welche auch noch im Frühjahr des nächsten Jahres symmetrisch *Keimung.*

an ihrem Platze liegen. Beginnt um diese Zeit die Keimung, so rücken die Kerne zusammen (Fig. 58, *1*) und verschmelzen miteinander. Gleich darauf schlüpft die ganze Zelle aus der derben Sporenmembran heraus, nur umgeben von der innersten zarten Schicht der Zellwand.

Alsbald teilt sich der Zygotenkern mitotisch (Fig. 58, *2*) und in Kürze erhalten wir in der Zygospore zwei Kerne, welche den Chromatophorenballen nahe liegen (Fig. 58, *3*). Der ersten folgt eine zweite Mitose, welche durchaus normal ist (Fig. 58, *4*), aber doch als Endprodukt Kerne verschiedener Größe liefert (Fig. 58, *5*), den Großkern und den Kleinkern (Klebahn). Nach dieser zweiten Mitose wird der ganze Inhalt der keimenden Zygote in zwei Teile zerlegt, deren jeder einen Groß- und einen Kleinkern enthält (Fig. 58, *6*). Die Zellen sind die jungen Keimlinge, welche nunmehr innerhalb der Mutterzellwand zu den für Closterium charakteristischen Zellen auswachsen.

Der Kleinkern entschwindet zuletzt der Beobachtung, die nächstliegende Annahme dürfte sein, daß er aufgelöst wird. Klebahn weist den Gedanken nicht ganz ab, daß der Großkern und der Kleinkern schließlich wieder miteinander verschmelzen, was mir zunächst weniger wahrscheinlich ist.

Cosmarium, das Klebahn ebenfalls untersuchte, verhält sich in allen prinzipiell wichtigen Punkten gleich, auch hier entstehen zwei Keimlinge mit Groß- und Kleinkern.

In allen genauer untersuchten Fällen zeigen zeitweilig die Chromatophoren jene eben erwähnte Form der farblosen Ballen, deren Struktur aber schwer zu entziffern und daher noch unklar ist; erst ziemlich spät, wenn bereits die Keimlinge die für ihre Spezies charakteristischen Umrisse besitzen, treten auch die Chromatophoren wieder mit scharfen Umrissen in die Erscheinung, nachdem schon vorher ein Ergrünen der Ballen stattgefunden hatte. Mit Rücksicht auf Chmielevsky's Angaben für Spirogyra wäre wohl ein genaueres Studium der Veränderungen an den oben genannten Körpern erwünscht.

Aus de Bary's und Millardet's Angaben geht hervor, daß alle genauer untersuchten Desmidiaceen — in der von uns angenommenen Umgrenzung — zwei Keimlinge aus einer Zygote liefern und darin wird man — neben der Zweischaligkeit — eins der besten Merkmale der Desmidiaceen sehen dürfen.

Klebahns interessante Befunde werden am einfachsten verständlich, wenn man die Desmidiaceen von den Mesotaenien herleitet. Die Vierzahl der dort vorhandenen Keimlinge ist hier auf die Zweizahl reduziert und diese Reduktion dürfte sich in dem Vorhandensein und der Bildung des Kleinkerns zu erkennen geben. Ist das richtig, so entfallen alle anderen Spekulationen, welche an diese Vorgänge geknüpft worden sind. Man wolle darüber noch im Kapitel über die Fortpflanzung nachsehen.

Parthenogenesis.

Klebs konnte an Closterium Lunula und Cosmarium Botrytis durch helle Beleuchtung unter Zuführung von Zucker reichliche Kopulation induzieren, er fand aber an denselben Arten unter ganz ähnlichen Bedingungen Parthenosporen.

Diese waren zum Teil in der Mutterzellmembran stecken geblieben, zum Teil aber waren die Gameten in die Kopulationsfortsätze eingetreten und hatten sich dort getrennt mit Membran umgeben.

Auf diese Weise werden auch Bilder entstehen können, welche den oben für das doppelsporige Cl. lineatum gegebenen sehr ähnlich sind. Doch sind A. Braun's Angaben über die Kopulation der fraglichen Art so

präzis, daß wenigstens für diesen Fall kaum eine Verwechslung mit Parthenosporen vorliegen kann.

Ob LUNDELL und BENNET Parthenosporen oder sexuelle Doppelsporen vor sich hatten, vermag ich nicht ganz zu übersehen. KLEBS nimmt das erstere an.

Als Parthenosporen zu deuten sind zweifellos auch relativ kleine Sporen von Cosmarium, welche KLEBAHN beschreibt. Sie enthielten von Anfang an nur einen Kern und einen Chromatophorenballen.

Bei der Keimung derselben zerfällt der Kern sukzessive durch Mitose in vier Kerne, einer wird zum Großkern, drei bilden Kleinkerne. In der Keimkugel bildet sich dann eine Cosmarium-ähnliche Zelle um den Großkern aus, während die Kleinkerne der Beobachtung entschwinden.

Die Keimlingszelle zerfällt dann später in zwei, so daß aus einer Parthenospore schließlich auch zwei Keimlinge hervorgehen. Der Weg ist indes ein etwas anderer als bei den Zygoten.

Aus den Erörterungen über die Fortpflanzung der einzelnen kleineren Gruppen und über deren verwandtschaftliche Beziehungen geht schon zur Genüge hervor, daß ich sowohl die Zygnemaceen als auch die Desmidiaceen auf die Mesotaeniaceen zurückführen möchte, und zwar scheint es mir am einfachsten, anzunehmen, daß der Kopulationsmodus der Zygnemen auf die Fortpflanzung von Cylindrocystis Brébissonii u. a. zurückgehe, während, wie das oben ausgeführt wurde, die Closterien u. a. mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Spirotaenia als den Anfang der Desmidiaceenreihe hinweisen.

Unter diesen Umständen lag der Gedanke nahe, die Mesotaeniaceen zu spalten und zwei große Reihen von Conjugaten herzustellen, deren Anfangsglieder Cylindrocystis auf der einen, Spirotaenia auf der anderen gewesen wären. Allein die als Mesotaeniaceen vereinigten Genera haben vorläufig doch noch recht viele Ähnlichkeiten, und ehe genauere Untersuchungen vorliegen, erscheint es mir besser, die Gruppe als Angelpunkt für Desmidiaceen und Zygnemaceen gleichmäßig beizubehalten.

Literatur.

ARCHER, W., On the Conjugation of Spirotaenia condensata Bréb. and of Sp. truncata Arch. Quart. Journ. of micr. sc. 1867. New series. **7.** p. 186.

— Double-spored or Twin-spored Form of Cylindrocystis Brébissonii. Quart. Journ. of micr. sc. 1874, New series. **14.** p. 423.

BARY, A. DE, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

BEHRENS, J., Zur Kenntnis einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabil. Zelle. Bot. Zeitg. 1890. **48.** p. 81.

BENECKE, W., Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **32.** p. 453.

BENNET, A. W., Non-sexual formation of spores in the Desmidiaceae. Rep. of 61. Meet. Brit. Ass. Adv. sc. London 1892. p. 678.

— Reproduct. of the Zygnemaceae etc. Journ. Linn. soc. 1883. **20.** p. 430.

— Sexuality among the Conjugatae. Journ. of bot. 1891. **29.** p. 172.

BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. p. 316—317.

BESSEY, C. E., Hybridism in Spirogyra. The American Naturalist 1884. **18.** p. 67.

BLACKMAN, F. and TANSLEY, A Revision of the classification of the green algae. S.-A. aus New Phytologist 1902. **1.**

BORGE, O., Über die Variabilität der Desmidiaceen. Vet. Akad. Förhandl. Öfvers. 1896. p. 289.

— Übersicht der neu erscheinenden Desmidiaceenliteratur. In verschied. Jahrg. der Nuova Notarisia.

BORGE, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894. Diss. Basel.
BRAUN, AL., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freibg. 1849/50.
CHMIELEVSKY, V., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Z. 1891. **48.** p. 773.
—— Materialien zur Morphologie und Physiologie des Sexualprozesses bei niederen Pflanzen. Arb. d. Ges. der Naturf. d. Charkower Univers. 1890. **25.**
COHN, F., Zur Lehre vom Wachstum der Pflanzenzelle. Nova Acta 1850. **22,** 2. p. 512.
FISCHER, ALFR., Über die Zellteilung der Closterien. Bot. Z. 1883. **41.** p. 225.
—— Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. Pringsh. Jahrb. 1883. **14.** p. 133.
GERASSIMOFF, J., Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. S.-A. aus Bull. de la soc. impér. des naturalistes de Moscou 1892.
—— Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. Bull. de la soc. impér. des naturalistes de Moscou 1896.
—— Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei Spirogyra. Das. 1897. p. 494.
—— Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. Das. 1899. p. 220.
—— Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Das. 1900. p. 185.
—— Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiologie 1902. **1.** p. 220.
HABERLANDT, G., Zur Kenntnis der Conjugation bei Spirogyra. Sitzber. d. Akad. d. W. i. Wien 1890. **99,** 1. p. 390.
HALLAS, E., Om en ny Zygnema-Art med Azygosporer. Botanisk Tidskrift 1895. **20.**
—— Sur une nouvelle espèce de Zygnema avec azygospores. Bot. Tidsskrift Kopenhagen 1895. **20.** p. 15.
HAUPTFLEISCH, P., Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Diss. Greifswald 1888.
HOFMEISTER, W., Über die Bewegung der Fäden von Spirogyra princeps Lk. Jahresb. d. Ver. f. Vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874. **30.** p. 211.
KLEBAHN, H., Studien über Zygoten. I. Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsh. Jahrb. **22.** p. 415.
—— Über die Zygosporen einiger Conjugaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 160.
KLEBS, G., Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. 1885/86. **5.** p. 353.
—— Fortpflanzung der Algen und Pilze. Jena 1896.
—— Über die Formen einiger Gattungen der Desmidiaceen Ostpreußens. Diss. Königsberg 1879.
—— Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen 1886/88. **2.** p. 333.
LAGERHEIM, G. v., Über das Phycoporphyrin, einen Conjugatenfarbstoff. Videnskabs Selskabs Skrifter I. Math.-naturw. Kl. Kristiania 1895. No. 5. p. 1—25.
—— Übersicht der neu erscheinenden Desmidiaceenliteratur. N. Notarisia 1891/93.
LÜTKEMÜLLER, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn) 1902. **8.** p. 347.
—— Über die Gattung Spirotaenia Bréb. Österr. Bot. Zeitschr. 1895. **45.** p. 1.
—— Über die Gattung Spirotaenia Bréb. II. Beschreibung neuer Arten und Bemerkungen über bekannte. Österr. bot. Zeitschr. **53.** p. 396 ff.
LUNDELL, De Desmidiaceis, quae in Suecia inventae sunt. Nova Acta Upsaliens 1871.
MILLARDET, De la germination des Zygospores dans les genres Closterium et Staurastrum et sur un genre nouveau d'algues chlorosporées. Mém. soc. des sc. nat. de Strasbourg 1870. **6.**
MITZKEWITSCH, L., Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1898. **85.** p. 81.
MOEBIUS, M., Über einige brasilian. Algen. Hedwigia 1895. **34.** p. 173.
NATHANSOHN, A., Physiol. Unters. über amitot. Kernteilung. Pringsh. Jahrb. 1900. **35.** p. 49.
NORDSTEDT, C. F. O., Index Desmidiacearum citationibus locupletissimis atque bibliographia. Berolini 1896. Bornträger. 310 p.
OVERTON, E., Über den Konjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 68.
PALLA, E., Neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Das. 1894. **12.** p. 288.
PETIT, Observations critiques sur les genres Spirogyra et Rhynchonema etc. Bull. de la soc. bot. de France 1874. p. 38.
PFEFFER, W., Über die Erzeugung und physiol. Bedeutung der Amitose. Ber. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1899. (3. Juli.)

PRINGSHEIM, N., Algolog. Mitteilungen I. Über die Keimung der ruhenden Sporen usw. bei Spirogyra. Flora 1852. Ges. Abhandl. **2.** p. 355.
RALFS, J., The british Desmidiaceae. London 1848.
ROBERTSON, R. A., On abnormal conjugation in Spirogyra . Transact. and proc. bot. soc. Edinburgh. **21.** p. 185—91.
ROSENVINGE, K., Om Spirogyra groenlandica. Ofversigt af kgl. vetensk. Acad. Förhandl. 1883.
SCHMIDLE, W., Zur Entwickelung einer Zygnema und Calothrix. Flora 1897. **84.** (Ergänzungsband). p. 167.
SCHMITZ, Fr., Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. der niederrhein. Ges. Bonn 1879.
SCHROEDER, B., Cosmocladium saxonicum de Bary. Ber. d. d. bot. Ges. **18.** p. 15—24.
— Untersuch. über die Gallertbildungen der Algen. Verh. des nat.-med. Vereins z. Heidelberg 1902. N. F. **7.** p. 139.
SENN, Oocardium stratum, eine sinterbildende Alge. Zeitschr. f. Naturw. **72.** p. 221—22.
— Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Zeitg. 1899.
STRASBURGER, E., Zellbildung und Zellteilung. 2. Aufl. 1876. p.
— Bau und Wachstum der Zellhäute. 1882. p. 196.
— Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. p. 171 ff. Spirogyra und deren Teilung.
— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen usw. Histolog. Beitr. Heft 6. 1900.
WEST, W., and WEST, G. S., Observations on the Conjugatae. Ann. of. bot. 1898. **12.** p. 29.
WILLE, N., Conjugaten in Engler-Prantl. natürl. Pfl.-Familien. **1,** 2.
WISSELINGH, C. v., Über den Nukleolus von Spirogyra. Bot. Zeitg. 1898. **56.** p. 197. Vgl. auch ZIMMERMANN, Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.
— Untersuchungen über Spirogyra IV. Bot. Zeit. 1902, I. **60.** p. 115.
— Über abnormale Kernteilung usw. Botan. Zeitung 1903, I. **61.** p. 201. NATHANSOHNS Erwiderung. Botan. Zeitung 1904. **62.** No. 2.
WITTROCK, V. B., Om Gotlands och Ölands Sötvattensalger. Bih. till svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar 1872. **1.** No. 1.
— On the spore-formation of the Mesocarpeae etc. Bihang till k. Svensk. Akad. Handl. 1878/80. **5.** No. 5.
— On the Spore-Formation of the Mesocarpeae and especially of the new genus Gonatonema. Bihang till k. svenska vet. Akad. Handlingar 1878. **5.** No. 5.
WOLLE, FR., Desmids of the united States etc., Bethlehem P. A. 1884.
ZUKAL, Parthenogenesis bei einer Spirogyra. Österr. bot. Zeitschr. 1879. **29.** p. 295.

b. Bacillariaceae.

Die Diatomeen oder, wie sie offiziell heißen, die Bacillariaceen, sind Kosmopoliten und im Süß- wie im Seewasser überall verbreitet. Mögen auch viele von ihnen ausschließlich auf die See und andere ebenso ausschließlich auf das Süßwasser angewiesen sein, so sind doch auch gewisse Formen der Gruppe Ubiquisten; nicht bloß kommen Spezies einer marinen Gattung im Süßwasser vor und umgekehrt, sondern es gedeihen auch viele Arten in beiderlei Gewässern gleichmäßig gut und gehen unschwer aus dem einen in das andere über.

Als Grunddiatomeen überziehen zahlreiche Vertreter unserer Familie den Boden mehr oder weniger seichter Gewässer und speziell auf dem schlammigen Grunde relativ ruhiger Orte bilden sie im Süß- und Seewasser relativ dicke, braune Schichten, wie das u. a. leicht an den norddeutschen Küsten ersichtlich ist, wenn die Ebbe den „Schlick“ bloßlegt. Da die so vorkommenden Formen meist beweglich sind, vermögen sie stets wieder auf die Oberfläche des Schlammes emporzusteigen, falls derselbe auf irgend eine Weise „umgerührt“ wird.

Doch auch rascher fließende Gewässer, von den größten Strömen bis hinab zu den kleinsten Bächlein, Wasserleitungen, Brunnen usw. haben ihre Grunddiatomeen nicht minder als berieselte Moose, Baumrinden usw., solche aber sind dann mit Gallertstielen oder auf irgend eine andere Weise mehr oder weniger fest angeheftet, und ebenso kleben unendliche Scharen von Diatomeen auf anderen Wasserpflanzen. Cladophoren des Süß- und Seewassers, Ectocarpeen, Florideen usw. sind häufig mit einem dichten Pelz gestielter Formen überzogen und ebensowenig werden Phanerogamen verschont.

Den Grunddiatomeen stehen die Planktondiatomeen gegenüber; ohne Eigenbewegung, ohne Gallertstiele usw., wohl aber mit besonderen Schwebeapparaten ausgerüstet, sind sie suspendiert in Tümpeln und Landseen, in ruhigen Buchten von Bächen, Flüssen usw., vor allem aber bevölkern sie die Meere von den Küsten bis an die fernsten Regionen der Hochsee. Völlig rein allerdings dürfte das Plankton nur am letztgenannten Orte auftreten, meistens erscheinen ihm Grunddiatomeen mehr oder weniger reichlich beigemengt, welche durch Strömungen losgerissen und fortgeführt werden.

Schon im ersten Frühling pflegen überall Diatomeen sichtbar zu werden; sie verschwinden gewöhnlich im Sommer, um im Herbst von neuem (wohl etwas weniger reichlich) zu erscheinen. Im Winter herrscht meistens wieder Ruhe. Dies ist, obwohl manche Arten das ganze Jahr hindurch vegetieren, die allgemeine Regel. Sind die Zeiten günstig, so können die Diatomeen in unglaublichen Mengen zum Vorschein kommen, sie verleihen dann dem Seewasser ebenso wie dem Grunde der Gewässer einen eigenen Farbenton.

Da die Diatomeen für Tiere als Nahrung dienen oder doch mit dieser aufgenommen werden, findet man ihre unverdaulichen Schalen im Magen der verschiedensten Organismen. Schnecken und Muscheln, Salpen, Krebse, Plattfische usw. beherbergen sie, von ihnen aus gelangen sie u. a. in den Magen der Vögel, um schließlich im Guano zu enden.

Wegen der relativen Unzerstörbarkeit der Kieselpanzer finden sich diese im fossilen Zustande von der Kreide an. In letzterer freilich noch spärlich, treten sie in den tertiären Polierschiefern von Bilin und Kassel sehr massenhaft auf, sie bilden weiterhin fast den alleinigen Bestandteil der Kieselguhre aus der Lüneburger Heide, Ostpreußen usw. Auch im Alluvium bei Berlin, Königsberg usw. finden sich ähnliche Lager, die sich zweifellos auch heute noch bilden können an Orten, wo die Schalen zusammengeschwemmt werden oder wo in Mooren, Landseen, Meeresbuchten usw. Gelegenheit zu einer ruhigen Massenentwickelung gegeben wird. Vielleicht sind die Massenanhäufungen von Diatomeen, welche Ehrenberg aus den Häfen von Cuxhafen, Wismar usw. angibt, Andeutungen davon.

Die Ablagerungen von Kieselguhr stammen wohl aus dem Süßwasser, die Diatomeen der Kreidemergel usw. aus der See. Unter zahlreichen Spezies pflegen in den Lagern einige Arten zu dominieren. Die meisten derselben sind, wie bereits Ehrenberg zeigte, heute noch lebend vertreten.

Viele Bacillariaceen ertragen innerhalb gewisser Grenzen das Austrocknen, sie können in diesem Zustande durch den Wind fortgeführt werden, ebenso schadet ihnen das Einfrieren im Eise selbst in den Polarmeeren nicht, und so kann auch durch dieses ein Transport stattfinden; das Hauptverbreitungsmittel aber für die Diatomeen bleibt das fließende Wasser, welches sie fortschwemmt.

Zahlreiche Detailarbeiten über die Bacillarien rufen eine förmliche Überschwemmung auf diesem Gebiete hervor, leider aber sind viele

Beschreibungen für unsere Zwecke wenig verwendbar, denn es werden in ihnen die allgemein wichtigen Fragen und Gesichtspunkte oft kaum gestreift. Für die Erkenntnis solcher Dinge ist PFITZER's Werk grundlegend geworden, diesem sind später die Arbeiten von BORSCOW, SCHMITZ, OTTO MÜLLER, LAUTERBORN, SCHÜTT, KLEBAHN, KARSTEN u. a. gefolgt; sie haben noch vielfache Ergänzungen gebracht.

SCHÜTT hat auch eine Zusammenstellung aller Gattungen gegeben, zahlreiche Spezies aber sind u. a. beschrieben und abgebildet bei SMITH, EHRENBERG, VAN HEURCK, SCHMIDT, sowie in den Werken, welche die Ergebnisse der großen Ozean- resp. Planktonexpeditionen behandeln. Eingehende Literaturzusammenstellung bei DE TONI.

Einer Orientierung über die Ausgestaltung der ungemein mannigfachen Diatomeenformen schicken wir das Wichtigste über den Membranbau voraus.

Schalenbau.

Den eingehenden Studien PFITZER's verdankt man die bereits von WALLICH angebahnte Erkenntnis, daß die Wandung der Diatomeenzelle aus zwei Hälften (Panzerhälften) bestehe, ganz ähnlich, wie wir das für die Desmidiaceen schilderten.

Das Ganze wurde seit PFITZER mit einer Schachtel verglichen, deren Deckel über den Unterteil herübergreift, und neuerdings hat O. MÜLLER den ersteren ganz zweckmäßig als Epitheka, den letzteren als Hypotheka bezeichnet (Fig. 59, *e*, *h*).

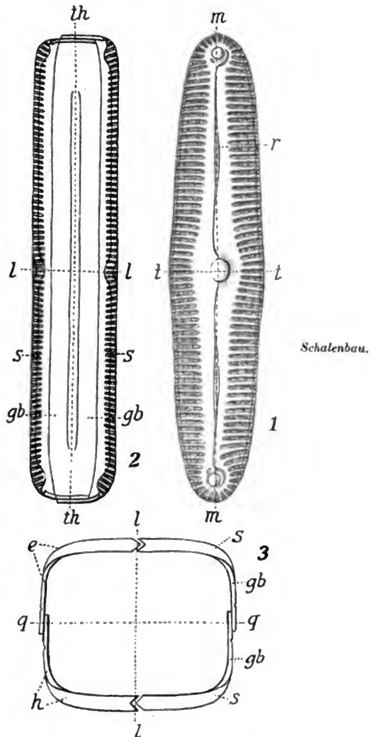


Fig. 59. *Pinnularia viridis* Ehrbg. n. PFITZER. *1* Schalenansicht. *2* Gürtelbandansicht. *3* Transversaler Längsschnitt. *s* Schalen. *gb* Gürtelbänder. *l* Längsachse. *q* Querschnitt. *th* Teilungsebene. *m* Mediane. *t* Transversale. *e* Epitheka. *h* Hypotheka.

Mit SCHÜTT orientieren wir die Diatomeenzelle so, daß die Epitheka nach oben, die Hypotheka nach unten zu liegen kommt. Wir nennen dann Zentral- oder Längsachse (Pervalvarachse) diejenige, welche die Mittelpunkte der beiden Theken miteinander verbindet (*l* Fig. 59). Wir wählen den Ausdruck, weil die Diatomeenzelle, wie später gezeigt werden soll, nur in der Richtung dieser Achse wächst, heben aber hervor, daß die Längsachse nur selten der größten Ausdehnung einer Bacillarienzelle entspricht.

Danach sind natürlich die Querschnitte senkrecht zur Längsachse gelegt zu denken. Der wichtigste von ihnen ist die Teilungsebene (Valvarebene) (*th* Fig. 59, *2*).

Dem Gesagten entsprechend kann man auch bei den Diatomeen einfach von Längs- und Querwänden reden, doch sind auch andere Bezeichnungen aus verschiedenen Gründen üblich, ja notwendig geworden.

Jede Theka besteht nämlich aus zwei Stücken; einem, das im typischen Falle quer gestellt ist — der Schale (*s*) (Valva) und einem, das längs orientiert ist — dem Gürtelband (*gb*) (Pleura). Letzteres stellt die glatten Längswände von Zylindern mit kreisförmigem, elliptischem usw. Querschnitt dar, welche übereinander verschiebbar sind, erstere aber schließen die Zylinder nach außen hin ab und sind zudem meistens mit charakteristischen Skulpturen der verschiedensten Art ausgestattet.

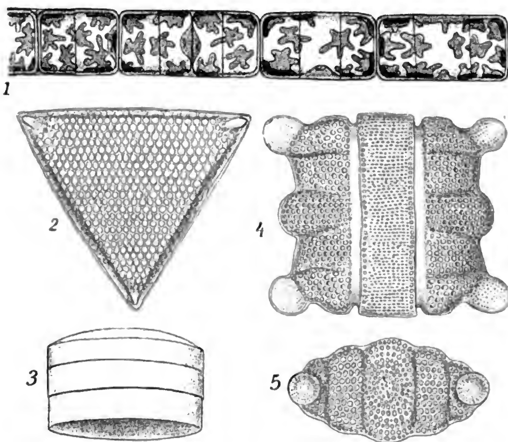


Fig. 60. *1 Melosira* n. Pfitzer. *2 Triceratium Favus* n. Smith. *3 Antelminellia gigas* n. Schütt. *4, 5 Biddulphia pulchella* n. Smith.

Danach sieht (Fig. 59) eine Diatomee grundverschieden aus, je nachdem man sie von den Schalen oder von den Gürtelbändern her betrachtet.

Einteilung. Schütt hat nun, auf seinen Vorgängern fußend, die gesamten Bacillarien nach der Form der Zellen resp. Schalen in zentrische und pennate eingeteilt, nachdem er gezeigt, daß Pfitzer's Einteilung der Gruppe nach den Chromatophoren nicht wohl haltbar sei, da diese in ein und derselben Gattung (z. B. Chaetoceras) stark variieren (vergl. auch das Kap. Chromatophoren). Vielleicht wird auch die Schütt'sche Einteilung später modifiziert werden müssen, wenn erst überall die Fortpflanzungsmodalitäten bekannt sind, vorläufig ist sie aber doch die beste.

Die Centricae sind, von der Schalenseite betrachtet, in der Hauptsache radiäre Formen, während die Pennatae, von bilateral-symmetrischen Gestalten ausgehend, vielfach zu dorsiventralen und asymmetrischen Gebilden fortschreiten.

Für die üblichen Centricae, wie sie z. B. Fig. 60, *3* wiedergibt, bedarf es keiner weiteren Bezeichnungen resp. solche verstehen sich von selbst, für die Pennatae aber kommen noch zwei Termini hinzu. Betrachten wir die Schale der letzteren typisch als eine Ellipse, so entspricht die „Mediane“ (*m*) (Apikalachse) der größeren, die „Transversale“ (*t*) (Transapikalachse) der kleineren Achse der Fig. 59, *1*.

Die Mediane kennzeichnet auch den Median- resp. Sagittalschnitt, welcher bei zahlreichen Pennaten Raphe oder Pseudoraphe durchsetzt, die Transversale weist natürlich dem Transversalschnitt seine Lage an (Fig. 59, *1*, *m*, *t*).

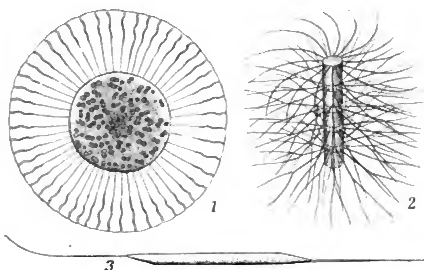


Fig. 61 n. SCHÜTT. *1 Planktoniella Sol* Schütt. *2 Bacteriastrum varians* Laud. *3 Rhizosolenia semispina* Hensen.

Bezüglich der Bezeichnung abgeleiteter Symmetrieverhältnisse, die event. für die systematische Beschreibung wichtig ist, verweise ich auf SCHÜTT und OTTO MÜLLER. Die von letzterem vorgeschlagene Nomenklatur setzte ich oben in Klammern. Ich ziehe die SCHÜTT'sche Bezeichnungsweise vor, weil sie sich besser an Bekanntes anlehnt, muß aber betonen, daß die MÜLLER'sche durchaus konsequent ist.

Centricae. Den Typus der zentrischen Diatomeen bilden die Melosiren und ihre Verwandten; ihre Zellen sind kurz-zylindrisch und vereinigen sich häufig zu Fäden (Fig. 60, *1*) wie eine Conferva. Durch Abrundung resp. Vorwölbung der Querwände wird aber der Fadenverband event. gelockert oder ganz aufgehoben. Einzelzellen sind überhaupt in dieser Gruppe recht häufig. Sind an solchen nicht beide Schalen vorgewölbt, sondern nur eine derselben, dann entstehen Formen wie Antelminellia gigas, die mit einer Schachtel mehr Ähnlichkeit hat als irgend eine andere Diatomee (Fig. 60, *3*).

Natürlich ist diese Schachtelform im engeren Sinne nicht überall gewahrt, vielmehr erscheinen Gattungen wie Planktoniella (Fig. 61, *1*) ganz flach münzenartig, während bei den Rhizosolenien (Fig. 61, *3*) die Zellen zu langen Zylindern ausgezogen werden.

Alle eben genannten Gattungen haben einen annähernd kreisförmigen Querschnitt, andere Gruppen, wie z. B. Triceratium, sind drei- bis mehrseitig

resp. -strahlig (Fig. 60, *2*); die Biddulphien (Fig. 60, *4*, *5*), Chaetoceras (Fig. 62) usw. endlich sind im Querschnitt annähernd elliptisch.

Die genannten Zellen sind aber, wie schon aus den Figuren hervorgeht, nicht immer an der Oberfläche glatt, sondern sie haben auf den Schalen Fortsätze, Ausstülpungen usw. von regelmäßiger oder unregelmäßiger Gestalt. Wie bei den Desmidiaceen sind dann unterscheidbar Stacheln oder Dornen, d. h. kompakte Fortsätze der Zellwand auf der einen, hohle, von Plasma erfüllte Ausstülpungen auf der anderen Seite. Letztere können einfache, mehr oder weniger flache Buckel darstellen, gestalten sich aber z. B. auch zu den charakteristischen langen Hörnern der Chaetoceras-Arten und ihrer Verwandten, bei welchen eben die Erfüllung mit Plasma und Chromatophoren besonders deutlich wird (Fig. 62, *1*, *2*) (Schütt, Gran).

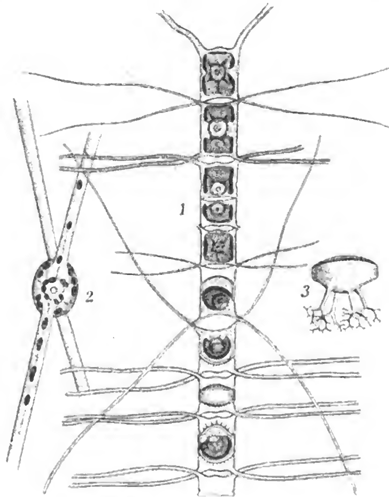


Fig. 62 n. Schütt. *Chaetoceras*. *1* Kette. *2* Einzelzelle von der Schalenseite. *3* Dauerzelle

Pennatae. Als Typus für die pennaten Diatomeen mögen zunächst einmal die recht hoch entwickelten Naviculeen herausgehoben sein, von welchen wir einen Vertreter schon auf S. 93 behandelten. Von der Schalenseite betrachtet erscheinen sie (Fig. 59, *1*) elliptisch bis spindelförmig und gewinnen noch besonders durch die in der Mitte verlaufende, einen Kiel imitierende Raphe das Ansehen eines Schiffchens. Die Raphe, auf welche wir zurückkommen, ist ein offener Spalt oder Kanal. Beiderseits von demselben sieht man eine Fiederzeichnung, welche bei verschiedenen Spezies zwar verschieden derb, aber doch immer nachweisbar ist. Als gekrümmte Zelle mit

entsprechend gestalteter Raphe ist das bekannte Pleurosigma zu betrachten und nach allen Richtungen unsymmetrisch durch Drehung der Zellen um ihre verschiedenen Achsen werden Amphiprora u. a.

Unsymmetrisch sind auch die Cymbellen (Fig. 63, *1—3*), denn die Schalen und dementsprechend die Raphe sind bogig gekrümmt, die Fiederstreifen sind auf der einen Seite (Bauch) kürzer als auf der anderen (Rücken). Dazu kommt, daß die Gürtelbänder an der Bauchseite weniger entwickelt sind als an der Rückenseite, wie das leicht aus dem Transversalschnitt in Fig. 63, *2* ersichtlich ist. Das Ganze gleicht also, populär ausgedrückt, den bekannten eßbaren Teilen einer Orangenfrucht.

Noch weiter, aber doch in ähnlichem Sinne modifiziert und vom ursprünglichen Navicula-Typus abweichend, erscheinen dann Amphora, Epithemia und Rhopalodia.

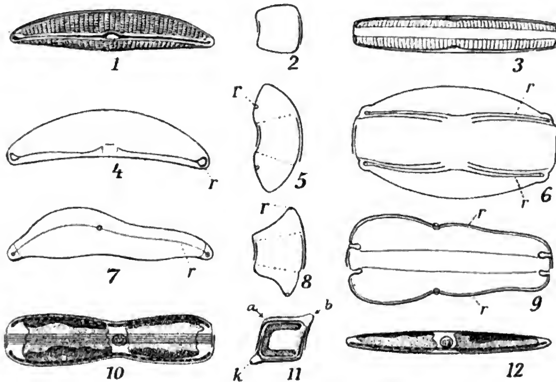


Fig. 63. Verschiedene *Diatomeen* n. Smith, O. Müller, Pfitzer und G. Karsten. Links: Schale. Mitte: Transversalschnitt. Rechts: Bauchseite. *1—3 Cymbella. 4—6 Amphora. 7—9 Rhopalodia. 10—12 Nitschia.* Die Zelle ist in *10* von *a* (*11*) her betrachtet, in *12* etwa von *b* (*11*) aus. *r* Raphe. *k* Kiel.

Der Transversalschnitt von Amphora zeigt (Fig. 63, *5*), daß die Gürtelbänder etwas gekrümmt, die Schalen aber eigenartig, fast dachig, emporgewölbt sind. Die Raphe (*r*) liegt stark gegen die Bauchseite verschoben, danach erscheint sie auf der Schalenansicht (Fig. 63, *4*) ganz einseitig; auf der ventralen Gürtelansicht aber machen sich die Raphen (*r*) der beiden Schalen in relativer Nähe der Teilungsebene bemerkbar.

Rhopalodia und Epithemia sind ähnlich, sie dürften aus Fig. 63, *7—9* mit den zugehörigen Buchstaben ohne weiteres verständlich werden.

Aus dieser ergibt sich auch, daß jene Formen zu den eigenartigen Nitschien hinüber führen (Fig. 63, *10—12*).

Bei diesen erscheint der senkrecht zu den Schalen (tranversal) geführte Schnitt rhombisch, Schale und Gürtelbänder sind nämlich windschief gegeneinander verschoben und außerdem hat die scharfe Kante der Hypo- und

der Epitheka einen Kiel (*k*) erhalten, der durch Knötchen zierlich gezeichnet ist. Das tritt sowohl auf der Schalen- wie auf der Gürtelbandansicht deutlich hervor. Beide Kiele (Fig. 63, *10*) werden sichtbar, wenn man die Zellen in der Richtung des Pfeiles *a* betrachtet; nur einer derselben tritt in die Erscheinung, wenn man von *b* her auf das Ganze schaut (Fig. 63, *12*).

Der Kiel der Nitschien ist durchbrochen, er enthält eine Raphe. Diese entspricht danach in ihrer Lage nicht genau derjenigen von Navicula.

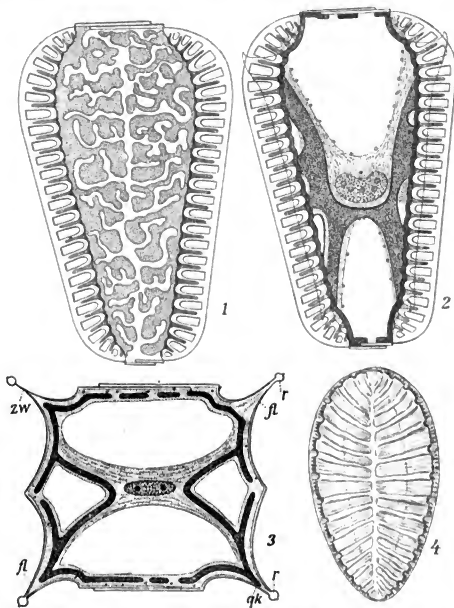


Fig. 64. *1—3 Surirella calcarata* n. Lauterborn. *1* Gürtelbandansicht auf die Wandfläche eingestellt. *2* dieselbe auf die Mitte eingestellt. *3* Transversalschnitt. *4 Surirella striatula* n. Smith. Schalenseite.

Schon daraus geht hervor, daß die Raphebildung nicht an die Mittellinie der Schalen gebunden ist. Dies ist noch augenfälliger bei Surirella (Fig. 64). Die Zellen derselben sind von der Schalenseite gesehen oval, von der Gürtelbandseite rhombisch. Der Transversalschnitt zeigt dann besonders deutlich, daß vier geflügelte oder gekielte Kanten vorhanden sind, welche je eine Raphe führen (Fig. 64, *3*, *r*). Noch weniger als bei Nitschia hat diese Raphe etwas mit derjenigen von Navicula zu tun, es zeigt sich

vielmehr, daß solche Organe an beliebigen Stellen der Zelle entstehen können.

Dort, wo bei den Naviculeen die Raphe liegt, findet sich (Fig. 64, *4*) bei Surirella in der Mediane verlaufend eine Leiste, welche die Querstreifen der Schale in zwei Hälften zerlegt; sie hat das Aussehen, aber nicht die Funktion einer echten Raphe, wird deshalb als Pseudoraphe bezeichnet.

Dies Gebilde kommt nun fast allen Fragilarien, Tabellarien und vor allem den Synedra-Arten zu, deren Aussehen sich wohl ohne weiteres aus Fig. 65 ergibt. Es handelt sich besonders bei der letzten Gattung um lang stäbchenförmige Gestalten, die überall ungemein häufig sind. Ähnlich, wenn auch vielfach breiter, sind Grammatophora, Meridion, Diatoma usw. Unter ihnen sind wiederum einige, bei welchen die Schalen gegeneinander geneigt sind.



Fig. 65. *Synedra superba* Ktz. n. SMITH. *1* Schalenansicht. *2* Gürtelbandansicht.

Zwischenglieder zwischen den Naviculeen auf der einen Seite und den mit Pseudoraphe begabten Gattungen auf der anderen bieten Cocconeis, Achnanthes u. a. Bei im allgemeinen Navicula-artigem Habitus führt die eine Schale eine Raphe, die andere eine Pseudoraphe.

Gallerte.

Schon oben erwähnten wir, daß die Pennatae meistens Grunddiatomeen sind, welche teils frei beweglich, teils irgendwie festgeheftet erscheinen. Unter den Formen letzterer Art fallen zunächst besonders Cocconeis u. a. auf, welche, nach dem Ausdruck der alten Autoren, wie Läuse auf anderen Pflanzen leben. Sie sind mit einer Schalenseite und zwar derjenigen, welche die Pseudoraphe führt, dem Substrat aufgeheftet. Die Festlegung geschieht durch eine Gallertschicht. In ähnlicher Weise können Epithemien usw. auf höheren Pflanzen festgelegt sein, doch pflegen sie dem Substrat das Bauchgürtelband zuzukehren. Ist hier die Gallertentwickelung nur eine geringe, so wird dieselbe weit ausgiebiger bei manchen Synedra-Arten, die ihre Zellen in Mehrzahl durch ein großes Gallertpolster vereinigen (Fig. 66, *1*). Aus diesem Bilde sieht man auch sofort, daß im Gegensatze zu Cocconeis und Cymbella eines der spitzen Zellenden festgelegt ist; diese Erscheinung wiederholt sich bei den verschiedensten Gattungen.

Koloniebildung.

An Stelle des Polsters treten event. lange Gallertfäden und diese können sich sogar verzweigen (Fig. 66, *2*). Wenn dann gar noch die Schwesterzellen zum Teil verbunden bleiben, kommen äußerst zierliche Baumformen (Fig. 66, *3*) zustande, die indes so einfach zu verstehen sind, daß eine weitere Besprechung nicht lohnt.

Solcher Koloniebildung gegenüber steht eine andere, bei welcher vollständige Gallertscheiden die Verbindung herstellen (Fig. 66, *4*). Zahlreiche Individuen sind in einem oft reich verzweigten Schlauch eingeschlossen, welcher meistens dem Substrat fest anhaftet. Solche fest vereinigten Schlauchdiatomeen kommen in strömenden Bächen und Flüssen, besonders aber auch in der See nahe der Oberfläche vor. Hier widerstehen sie dem Wellenschlage ganz gut, und imitieren, da der Schlauch oft stark verästelt ist, die daneben wachsenden Ectocarpeen.

Arten sehr verschiedener Gattungen (Pennatae wie Centricae) werden so eingehüllt. Die Kolonien beginnen mit einem einzelnen Individuum,

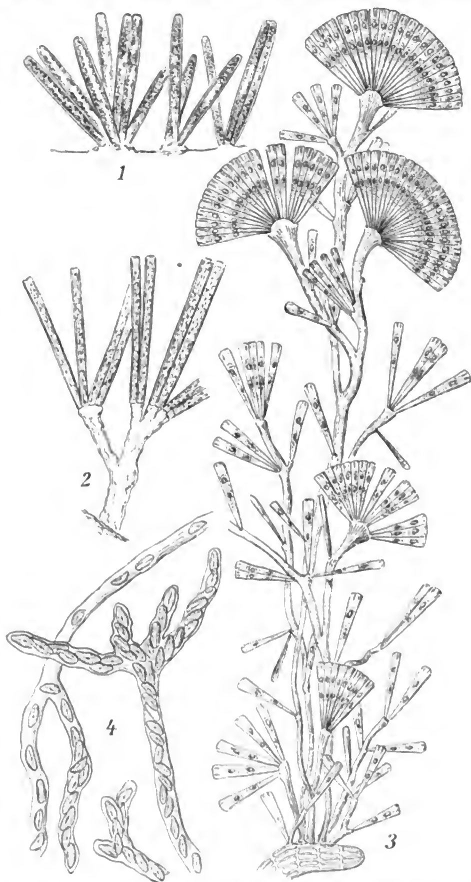


Fig. 66 n. Smith. *1 Synedra gracilis. 2 Synedra superba. 3 Licmophora flagellata. 4 Encyonema caespitosum.*

welches in eine sehr weite und relativ lange Gallertröhre eingeschlossen erscheint. Die Röhre ist nach KARSTEN an beiden Seiten offen und die Zelle gleitet in derselben hin und her. Später füllt sich die Gallertröhre durch vielfache Teilung der Zellen mit zahlreichen Individuen und Hand in Hand damit geht das Wachstum des Schlauches in die Länge, seine Verzweigung und event. auch Vergrößerung seines Durchmessers. Wie das alles im Einzelnen vor sich geht, darüber finde ich keine Angaben und auch KARSTEN weist darauf hin, daß alle diese Punkte erneuter Untersuchung bedürfen. Erwähnt sei nur noch, daß die Einzelzellen in den Schläuchen, soweit sie überhaupt beweglich sind, dauernd aneinander hinzugleiten vermögen.

Natürlich ist Stiel- und Schlauchbildung nicht der einzige Weg zur Erzielung von Kolonien, es gibt deren zahlreiche.

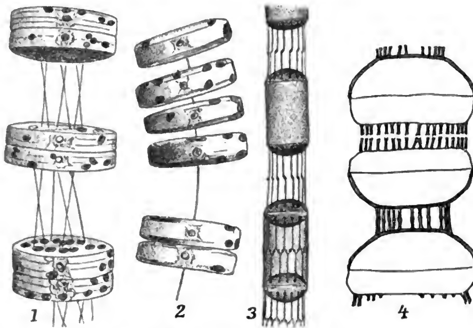


Fig. 67. *1 Coscinodiscus polychordus* n. GRAN. *2 Thalassiosira Clevei* n. GRAN. *3 Sceletonema costatum* n. SCHÜTT. *4 Stephanopyxis Palmeriana* Grun. n. O. MÜLLER.

Besonders häufig sind in beiden Gruppen der Diatomeen Faden- und Kettenverbände.

Im einfachsten Falle bleiben die Schalen der Schwesterzellen fast auf ihrer ganzen Fläche durch gallertige Kittsubstanz vereinigt, und so resultieren die Conferva-ähnlichen Fäden der Melosiren (Fig. 60, *1*) oder die Bänder der Fragilarien (Fig. 75) usw. An diese schließen sich andere an, bei welchen die Schalen keine glatte Fläche aufweisen, sondern mit Vorsprüngen der verschiedensten Art ausgerüstet sind. Hier können natürlich nur die Fortsätze in Berührung treten, und irgend eine Gallertmasse wird, häufig wenigstens, auch hier die feste Verbindung herstellen. Die gröberen Fälle dieser Art sind in jedem Diatomeenbilderbuch zu finden, wir weisen hier nur auf einige besonders eigenartige hin. Stephanopyxis entsendet von seinen Schalen einen Kranz ziemlich dünner Fortsätze (Fig. 67, *4*); die Stäbchen zweier Nachbar- resp. Schwesterzellen korrespondieren miteinander und werden nach O. MÜLLER an ihren Enden durch eine Kittsubstanz verkettet; dieselbe wurde in der Figur nicht mitgezeichnet. Ganz ähnlich ist Sceletonema (Fig. 67, *3*); auch hier handelt es sich um

Kränze von Stäbchen, welche an ihren Spitzen verbunden sind, vielleicht auch durch besondere Substanzen.

Handelt es sich hier in den letzten Fällen um ziemlich unbewegliche Verbände, so können nun leicht bewegliche Ketten durch Vermittelung von Gallert-Bändern oder -Fäden erzielt werden. Das ergibt sich am einfachsten aus Fig. 67, *1*, *2*. Die Trommeln des abgebildeten Coscinodiscus sind durch zahlreiche Gallertfäden, diejenigen der Thalassiosira nur durch ein Organ dieser Art vereinigt. Derartiges kommt mutatis mutandis bei Planktondiatomeen sehr häufig vor.

Besonders bei Grunddiatomeen nicht selten sind sodann die Zickzackketten (Fig. 75). Sie entstehen dadurch, daß die Gallertbänder nicht in der Mitte, sondern abwechselnd an verschiedenen Kanten der Zelle ansetzen.

Doch die Gallerte ist nicht unerläßlich zur Kettenbildung, für diese besitzen die Diatomeenzellen ein treffliches Hilfsmittel in Gestalt der mannigfachen Stacheln, Dornen, Hörner usw., mögen solche hohl und mit Plasma gefüllt sein oder nur aus Membransubstanz bestehen. Bei Chaetoceras (Fig. 62, *1*) z. B. greifen die nach verschiedenen Richtungen ausgespreizten Hörner derart ineinander, daß eine Lösung der Zellen aus dem Verbande unmöglich wird. Bei Behandlung der Planktonalgen werden wir noch weitere und bessere Beispiele dieser Art kennen lernen, hier bemerke ich nur noch, daß auch dieser Verkettungsmodus alle möglichen Varianten aufweist.

Dort wo die Verknüpfung von Zellen eine sehr feste ist, kann man die Frage aufwerfen, ob die Fäden unendlich lang werden können. Dem dürfte schon durch gelegentliches Absterben und Zerfallen einzelner Glieder vorgebeugt sein, außerdem aber sorgen Chaetoceras, Melosira usw. nach SCHÜTT und O. MÜLLER auf andere Weise rechtzeitig dafür, daß die Ketten und Fäden nur kurz bleiben; sie bilden nämlich von Zeit zu Zeit Zellen mit abweichend gestalteten Schalen aus und dort, wo solche entstehen, wird der Faden- oder Kettenverband aufgehoben, er ist vielfach durch die Form der fraglichen Schalen unmöglich gemacht.

Zellwand. Die Membran der Diatomeen besitzt eine organische Grundlage, welche nach einigen Autoren Zellulosereaktion gibt, nach anderen nicht, aber doch zweifellos der Zellulose recht nahe steht. Diese Masse ist imprägniert mit einer Siliziumverbindung, welche zwar meistens sehr reichlich gegeben ist, aber doch in manchen Planktondiatomeen usw. erheblich zurücktritt. Durch Glühen der Zellen, Behandlung mit konz. Säuren, Oxydationsmitteln (z. B. chlors. Kalium und Salpetersäure), durch Fäulnisprozesse usw. kann man die Siliziumverbindung von allen übrigen Bestandteilen der Zelle isolieren, und umgekehrt kann man diese durch Einwirkung von Flußsäure entfernen. Dabei bleibt theoretisch in beiden Fällen die gesamte Struktur der Zellmembran sichtbar, weil, wie bereits erwähnt, beide Komponenten sich durchdringen, in praxi wird sie an den Flußsäurepräparaten wegen der Weichheit der zelluloseähnlichen Masse undeutlich, während alle Zeichnungen an den isolierten Siliziumskeletten aufs schärfste hervortreten.

Die Skelette, welche naturgemäß fast unverwüstlich sind, bestehen aus amorpher Kieselsäure; daraus darf freilich nicht geschlossen werden, daß dieser Körper nun auch als solcher in der lebenden Zelle vorliegt; was dort vorhanden ist, ist noch unsicher.

Über die Zusammensetzung der Diatomeenmembran wurde das prinzipiell Wichtige schon auf S. 93 berichtet. Hier seien noch einige weniger allgemeine Tatsachen herausgehoben.

Schale und Gürtelband werden nicht bloß theoretisch unterschieden, sondern sie sind auch in praxi trennbar. Man erkennt dann, daß (Fig. 59, *3*) die Schalen am Rande ein wenig umgebogen sind, und daß das eigentliche Gürtelband mit diesem umgebogenen Rande fest verbunden ist, event. durch Falze usw., welche bisweilen recht deutlich in die Erscheinung treten. Nun gibt es aber recht viele Diatomeen, bei welchen die Zahl der Gürtelbänder gleichsam vermehrt ist, oder, besser ausgedrückt, bei welchen Zwischenbänder usw. vorkommen. Das sind u. a. Grammatophora, Epithemia, Licmophora, Tabellaria, Rhabdonema, Rhizosolenia usw.

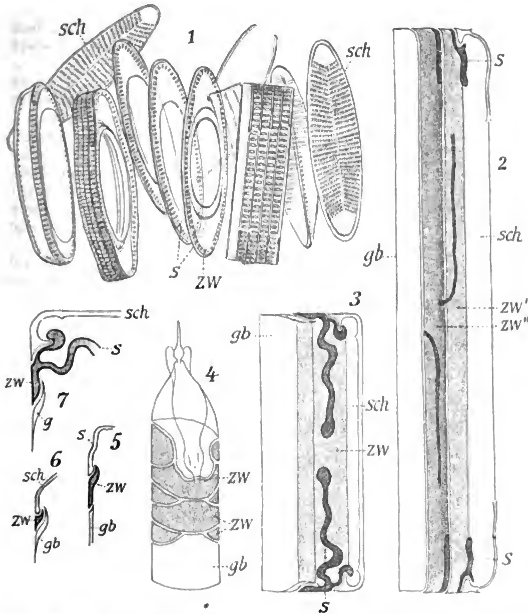


Fig. 68. *1 Rhabdonema arcuatum* n. Smith. *2 Rhabdonema adriaticum* n. O. Müller. *3 Grammatophora marina* n. dems. *4 Rhizosolenia styliformis* n. dems. *5 Climacosphenia moniligera* n. dems. *6 Epithemia turgida* n. dems. *7 Grammatophora marina* n. dems. *sch* Schale. *s* Septen. *gb* Gürtelband. *zw* Zwischenband.

In den einfachsten Fällen erscheint zwischen Gürtelband und Schale ein dem ersteren ähnliches Stück eingeschaltet, wie das aus Fig. 68, *5*, *6* u. 68a leicht ersichtlich ist. In anderen Fällen aber werden zwei bis viele solcher Zwischenbänder entwickelt (Fig. 68, *2*, *4*), und solche können durch

geeignete Mazeration isoliert werden, wie das Fig. 68, *1* zeigt. Alle dort gezeichneten Zwischenbänder gehören einer und derselben Zelle an. In dieser werden sie derart bei der Teilung und Weiterentwickelung gebildet, daß zuerst die Schale auftritt. Ihr folgen sukzessive die Zwischenbänder bis zuletzt das Gürtelband entsteht, d. h. dasjenige Band, welches mit dem gleichnamigen Organ der anderen Panzerhälfte in direkter Verbindung steht. Der Vorgang ist danach ein wenig anders als bei den Desmidiaceen (S. 80).

Schalen, Zwischen- und Gürtelbänder liegen einander wohl nur selten mit glatten zugeschärften Rändern an; meist treten, wie aus Fig. 68, *6*, *7* ersichtlich, Umbiegungen der Ränder, Vorsprünge usw. in die Erscheinung, welche zur Bildung von Falzen führen, die alle natürlich dazu bestimmt sind, die einzelnen Panzerstücke fest miteinander zu verketten. Einzelheiten in dieser Art hat Otto Müller beschrieben.

Die Zwischenbänder sind vielfach ringförmig geschlossen und verlaufen dann den Gürtelbändern ganz parallel (Ringpanzer), indes werden bei anderen Arten auch Stücke gebildet, welche offene Ringe darstellen (Fig. 68a), und weiterhin kann auch in wieder anderen Fällen die Ringnatur verloren gehen, insofern als die offenen Zwischenbänder auf der einen Seite breit, auf der anderen Seite schmal sind (Fig. 68, *4*), sie greifen dann fast schuppenartig ineinander und man spricht gelegentlich von einem Schuppenpanzer.

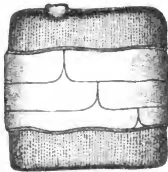


Fig. 68a. *Eupodiscus lacustris* n. Wille.

Nach Palmer und Keeley kommen die offenen Zwischenbänder häufiger vor als man bisher annahm, und nach diesen Autoren repräsentieren auch die eigentlichen Gürtel in der Regel keine völlig geschlossenen Ringe, sie sind vielmehr ebenfalls an einer Seite offen, etwa so, wie das Wille für Eupodiscus (Fig. 68a) zeichnet.

Bei Surirella elegans z. B. besitzt jede Theka ein schmales Gürtelband und ein breiteres Zwischenband. Beide sind an einer Seite offen. Die Öffnungen aber sind gegeneinander verschoben und werden zugedeckt durch zungenförmige usw. Fortsätze, welche vom Nachbarband ausgehen. Auch für andere Gattungen geben die eben genannten Verfasser etwas ähnliches an.

Die Befunde scheinen mir nicht ohne Bedeutung zu sein, weil sich daraus eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Peridineen ergibt. Man wird jedoch weitere Angaben der beiden Autoren abwarten müssen, aus der bislang vorliegenden relativ kurzen Mitteilung vermag ich mir noch kein volles Bild zu machen. Übrigens betonen Palmer und Keeley noch, daß auch völlig geschlossene Gürtelbänder bei Diatomeen zweifellos vorkommen.

Die Zwischenbandfrage wird noch dadurch kompliziert, daß von den Bändern aus Septen gebildet werden, d. h. es wachsen von den Zwischenbändern aus Membranlamellen gegen das Zellinnere vor, etwa so wie die jungen Querwandanlagen der Spirogyren. Ein Unterschied von den letzteren besteht aber darin, daß die Septen niemals vollständige Membranen werden, sondern daß sie stets eine mehr oder weniger große Öffnung resp. deren mehrere in der Mitte behalten (Fig. 68, *1*). So wird die Zelle durch sie nur gekammert, und dieser Kammerung paßt sich der Inhalt, besonders die Chromatophoren, an; die Lappenbildung derselben steht oft in engster Beziehung zu den Septen (vgl. Kap. Chromatophoren).

Wie aus Fig. 68, *1* hervorgeht, sind die Septen u. a. bei Rhabdonema arcuatum glatt und der Ausschnitt ist regelmäßig, rund resp. elliptisch. Das trifft aber nicht immer zu, die Septen sind häufig gebogen (Grammatophora Fig. 68, *3*), die Öffnungen unregelmäßig, ganz einseitig gelegen usw., ja es können die Septa mehrfach durchbohrt sein usw., wie OTTO MÜLLER das gleichfalls schildert, auf dessen Arbeit ich hier verweise. Erwähnt aber muß noch werden, daß auch die Schalen bei manchen Spezies septenähnliche Fortsätze in den Zellraum entsenden. Die Kammerung desselben kann demnach eine sehr bunte sein.

KARSTEN unterscheidet die mit Septen versehenen Zwischenbänder als Zwischenschalen von den übrigen. Das mag für systematische Zwecke nicht übel sein.

Schalenstructur.

Manche Diatomeen, z. B. Melosira undulata, besitzen keine nennenswerte Struktur in ihren Membranen, dieselben sind glatt, höchstens (Fig. 70, *6*) werden sie von größeren und kleineren Poren durchsetzt. Das sind wie bei den Peridineen offene Kanäle, an welchen irgend etwas von verschließender Membran nicht zu sehen ist.

Kammern u. Poren.

Doch die weitaus meisten Bacillarien haben in der Zellwand ganz charakteristische Skulpturen: Netzbildung, Streifung, Punktierung usw., und mit diesen werden Poren und Raphen in der mannigfaltigsten Weise kombiniert. Sehen wir zunächst von den beiden letzteren ab, so kommen jene Strukturen dadurch zustande, daß der primären oder Grundmembran, welche in der Hauptsache glatt ist, Leisten, Kämme usw. aufgesetzt wer-

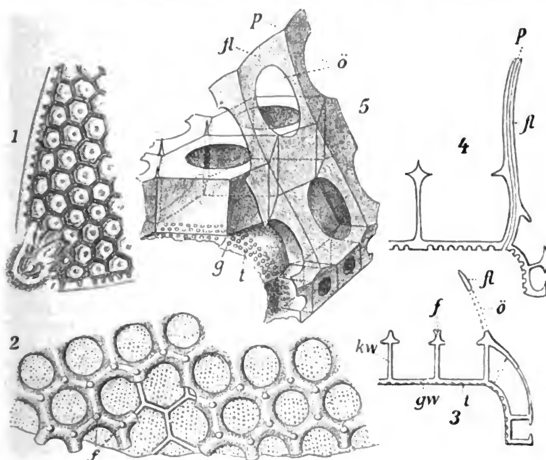


Fig. 69 n. OTTO MÜLLER. *Triceratium Favus*. *1* u. *2* Flächenansicht in verschiedener Vergrößerung. *3* u. *4* Längsschnitte durch den Schalenrand, um die Flügel zu demonstrieren. *5* Schema des Schalenbaues. *gw* resp. *g* Grundmembran. *kw* Kammerwand. *f* Fortsätze an den Wabenecken. *fl* Flügel. *ö* Öffnung. *t* Tüpfel. *p* Porus.

den, und zwar liegen diese in einem Falle nach innen, dem Plasma zugekehrt, im anderen aber nach außen, von diesem abgewendet, und treten dann mit dem umgebenden Medium in direkte Berührung.

Der letzte Typus wird in relativ einfacher Weise durch Eupodiscus Argus repräsentiert, dessen Schalen nach O. Müller von der Fläche her eine große Zahl rundlicher „Öffnungen" aufweisen. Tatsächlich aber sind diese Öffnungen trichter- oder tassenförmige Kammern (Fig. 70, *5*), gebildet durch Leisten usw., welche nach außen vorspringen. Die Grundmembran ist relativ dick und wird von einer Anzahl ziemlich großer Poren (*p* Fig. 70, *5*) in schräger Richtung durchsetzt. Diese schräg gestellten Poren treten auf der Flächenansicht als Kreise in und neben den großen Scheinöffnungen hervor. Zum Verständnis der Figur sei noch bemerkt, daß die tassenförmigen Vertiefungen mit eigenartigen Granulationen ausgekleidet sind.

An Eupodiscus schließt sich das weit kompliziertere Triceratium Favus, seit O. Müller's Untersuchungen eins der bestbekannten Objekte. Die dreiseitigen Schalen (Fig. 60, *2* S. 94) tragen eine große Zahl sechseckiger Kammern, aber schon die Ansicht von oben ergibt (Fig. 69, *1*, *2*), daß diese partiell gedeckt sind und einen großen kreisrunden Zugang von außen haben. Der Querschnitt (Fig. 69, *3*) zeigt, daß der Grundmembran (*gw*) die Kammerwände (*kw*) senkrecht aufgesetzt sind; letztere tragen an ihrem äußeren Rande Verbreiterungen, diese aber sind nichts anderes als eine der Grundmembran parallele Lamelle, welche durch die bereits erwähnten großen Öffnungen den Zugang zu den Kammern vermittelt.

Wo drei Kammerwände zusammenstoßen, sitzt der Außenmembran noch ein Fortsatz (Fig. 69, *f*) auf, und O. Müller findet neuerdings, daß letzterer von einem Längskanale (fehlt in der Figur) durchbohrt sei, welcher sich durch die unterliegende Wand und die primäre Membran bis ins Zellumen fortsetzt.

Noch komplizierter wird das Ganze dadurch, daß an der Kante der Schale ein schief stehender Flügel (*fl*) bemerkbar wird, der in Felder geteilt ist und in jedem der letzteren ebenfalls eine große Öffnung besitzt (Fig. 69, *3*, *5*).

Die Grundmembran als solche führt zahlreiche Tüpfel (*t*), welche O. Müller zeitweilig als offene Poren ansprach. Nach Müller's neueren Angaben sind sie das aber nicht, dagegen liegen offene Porenkanäle in den Flügeln (*fl*) und zwar dort, wo zwei Felder sich berühren (*p* Fig. 69, *5*). Führt man hier einen Schnitt, so erhält man ein Bild wie Fig. 69, *4*, und die offene Verbindung ist ohne weiteres ersichtlich.

Dem Triceratium steht dann Isthmia gegenüber, deren grobe Zeichnung auch bei schwacher Vergrößerung (Fig. 70, *1*) leicht erkennbar ist; hier ist das alles bedingt durch n a c h i n n e n vorspringende Leisten, Balken usw., wie sofort aus Fig. 70, *4* erkannt werden kann. Dicke T-Balken feldern die Schale (Fig. 70, *3*, *4*) in jedem Felde liegen zwei bis zehn und mehr Areoleen (*a*) — dünnere Stellen der Membran, umgrenzt von Verdickungsleisten. Jede Areole zeigt (Fig. 70, *2*) Tüpfelung, verbunden mit radiärer Streifung, wie O. Müller das im einzelnen ausführt. Neben diesen zweifellos geschlossenen Tüpfeln aber durchsetzen offene Poren wiederum schräg, wie bei Eupodiscus, die Wandung, und zwar sind auffallenderweise die dicken Stellen der Membran, die Leisten und Balken, durchbohrt (Fig. 70, *4p*). Die schrägen Porengänge müssen natürlich auch (Fig. 70, *3p*) in der Flächenansicht zur Geltung kommen.

Den bislang erwähnten Formen schließt sich auch wohl die vielbesprochene Pleurosigma an, deren Streifensysteme so häufig geradezu mißhandelt sind. Tatsächlich sind letztere Kammern in der Wand, Miniaturausgaben von denjenigen bei Triceratium u. a. Von dieser und ähnlichen

Formen sind sie aber nach O. MÜLLER dadurch verschieden, daß die Grundmembran durchbohrt ist. O. MÜLLER schließt das aus Überflutungsversuchen, d. h. aus der Art des Eindringens verschiedener Substanzen in die Hohlräume. Sind die Pleurosigmakammern beiderseits offen, so wäre (O. MÜLLER) die Membran hier ein kompletes Sieb.

Einen etwas anderen Typus als die bisher besprochenen stellen die Naviculeen dar. Hier ist Pinnularia mit seiner Fiederzeichnung immer das Paradigma gewesen. Während nun PFITZER glaubte, daß die Fiedern Einsenkungen von der Oberfläche her seien, zeigten O. MÜLLER und LAUTERBORN, daß hier die Grundmembran nach außen hin völlig glatt ist, daß aber durch innere Leisten fingerförmige Kammern gebildet werden, in welche durch einen ziemlich breiten Eingang das Plasma der Zelle eintreten kann (vgl. Fig. 72, *5*). Andere Naviculeen werden sich ähnlich verhalten.

Pinnularia besitzt nach O. MÜLLER, und SCHÜTT stimmt dem zu, keine Poren, die Membran ist nur in der später zu schildernden Raphe durchbrochen. Man würde aber wohl fehlgehen, wenn man annähme, daß allen mit Raphe versehenen Formen Poren fehlen; z. B. gibt O. MÜLLER an, daß der Epithemia Hyndmanni W. Sm. ganz feine Poren zukommen, obwohl eine Raphe ausgebildet ist.

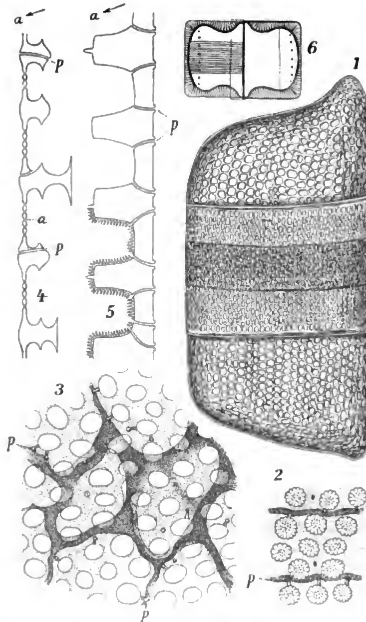


Fig. 70 n. SMITH und O. MÜLLER. *1 Isthmia enervis* Ehrbg. *2 Isthmia nervosa.* Schalenmantel, auf die äußere Zellwandfläche eingestellt. *3* dieselbe Schalendecke, auf die innere Zellwandfläche eingestellt. *4* dieselbe, Querschnitt der Zellwand. *5 Eupodiscus Argus*, Querschnitt der Membran. *6 Melosira undulata.* *p* Poren. *a* Areolen. *a*↙ Außenseite.

Immerhin darf man den zentrischen Diatomeen wohl die größeren und die zahlreicheren Porenkanäle zuschreiben. Bei den Pennaten mag ihre geringere Ausbildung oder ihr Fehlen, worauf auch KARSTEN hinweist, aus dem Vorhandensein der Raphe erklärt werden, die vielleicht teilweise ihre Funktionen übernimmt. *Raphe.*

Gehen wir nun zur Besprechung des letztgenannten Organes über, so

wenden wir uns am besten an Surirella, die relativ einfache Verhältnisse bietet. Der Transversalschnitt der Zellen ist, wie wir schon auf S. 98 sahen, vierseitig (Fig. 71, *1*), die Schalenränder sind in ziemlich lange Flügel (*fl*) ausgezogen, letztere erweitern sich an ihrem Außenrand ein wenig zu einem plasmaführenden Kanale (*lk*), welcher den Flügelrand seiner ganzen Länge nach durchsetzt (Längskanal). Letzterer ist nach außen hin durch einen Spalt (*sp* Fig. 71, *2*) geöffnet. Dieser erscheint im Transversalschnitt der Zelle als ein einfacher Porus, in der Kantenansicht aber (Fig. 71, *3*)

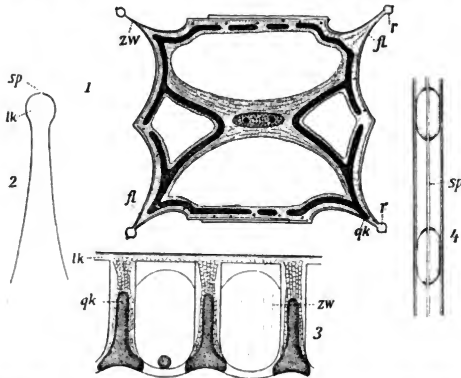


Fig. 71. *Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. *1* Transversalschnitt. *2* ein Flügel im Querschnitt, vergrößert. *3* derselbe im Längsschnitt. *4* derselbe von der Kante.

wird er als ein schmaler doppeltkonturierter Streif erkannt, der über die ganze Länge des Flügels verläuft (Fig. 71, *4*, *sp*). Das Plasma, welches im Längskanal vorhanden, kann durch diese Kanalraphe, wie sie O. MÜLLER genannt hat, mit der Außenwelt in Verbindung treten, andererseits besteht natürlich Kommunikation nach den zentralen Teilen der Zelle, denn in dem Flügel wechseln (Fig. 71, *3*) membranöse Zwischenstücke (*zw*) mit hohlen Querkanälen (*qk*) ab, welche direkt an den Längskanal anschließen. In die Querkanäle tritt aus der Zelle nicht bloß Plasma, sondern auch Fortsätze der Chromatophoren dringen in dieselben vor.

Nach den Angaben O. MÜLLER's besitzen die Nitschien und ihre Verwandten auf dem Kiel eine ähnliche Raphe, auch hier sind Querkanäle vorhanden.

Etwas komplizierter sind schon die Raphen der Epithemien und Rhopalodien, sie weisen zum Teil schon eigenartige Knotenbildung auf, aber den Höhepunkt der Entwickelung dürfte doch die Raphe bei den Naviculeen erreicht haben. Diese sog. Pinnularienraphe haben O. MÜLLER, LAUTERBORN und vor ihnen PFITZER genauer studiert.

Wir begnügen uns mit Andeutungen.

Bei Pinnularia treten in jeder Schale außer einem Mittelknoten (*ckn*) zwei Endknoten (*ekn*) auf und werden durch die wellenförmig (Fig. 72, *1*, *r*)

verlaufende Raphe verbunden. Der Raphenspalt durchsetzt aber die Membran nicht einfach in senkrechter Richtung, vielmehr zeigen Querschnitte (Fig. 72, *5*) einen stark gebogenen Kanal an, d. h. die Spalte durchdringt die Schale erst schräg nach rechts, biegt dann um und geht ebenso schräg nach links oder umgekehrt. Das ist das einfachste Bild, es können noch kompliziertere vorkommen. Nach LAUTERBORN ist der ganze Spalt offen, nach O. MÜLLER aber wäre derselbe nach innen hin geschlossen. Dieser Autor unterscheidet dann einen äußeren (*asp*) und einen inneren (*isp*) Spalt.

Der äußere Raphenspalt (*a*) wird in der Nähe des Zentralknotens (*ckn*) (welcher eine Verdickung der Membran nach innen hin darstellt) zu einem Kanal (Fig. 72, *2*); dasselbe gilt vom inneren Spalt (*i*), und beide vereinigen sich durch den Verbindungskanal (*vk*), welcher den Knoten von außen nach innen durchsetzt (Fig. 72, *2*).

Da von beiden Enden der Zelle her ein Spaltenpaar (*a i*, *a i* Fig. 72, *2*) an den Zentralknoten herantritt, enthält derselbe auch zwei Verbindungskanäle (*vk*, *vk*), diese aber werden dadurch miteinander vereinigt, daß ein offener Kanal schleifen- oder brückenähnlich unter dem Knoten her (*schl* Fig. 72, *2*) von einem zum anderen verläuft.

Am Zellende findet sich wiederum ein Knoten, in diesem geht die äußere Raphespalte in die Polspalte (*psp* Fig. 72, *3*) über, indem sie den Endknoten halbmondförmig unter mehrfachen Krümmungen umzieht. Die

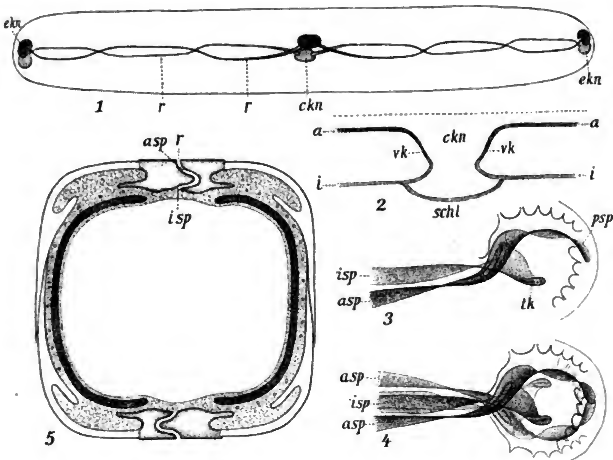


Fig. 72. *Pinnularia viridis* n. O. MÜLLER (*1*—*4*) und LAUTERBORN (*5*). *1* Schalen übereinander, um den Verlauf der Raphe zu zeigen. *2* Verbindung der Raphekanäle im Zentralknoten (Medianschnitt). *3* Endknoten mit Trichterkörper und Polspalte. *4* Dieselben Organe in Epi- und Hypotheka. *5* Transversalschnitt durch die Zelle. *ckn* Zentralknoten. *asp* äußerer, *isp* innerer Spalt. *ekn* Endknoten. *vk* Verbindungskanal. *schl* Schleifenverbindung. *r* Raphe. *tk* Trichterkörper. *psp* Polspalte.

Endknoten sind hohle, nach auswärts wenig vorgewölbte Buckel der Zellwand, in diese ragt der sog. Trichterkörper (*tk* Fig. 72, *3*) hinein, d. h. eine schraubig gewundene Membranfalte, welche innen unter dem Endknoten endigt. Der Trichterkörper kommuniziert mit der inneren Spalte, Plasma kann aus dieser unter die Wand des Knotens treten und von dort durch die Polspalte nach außen gelangen.

Schon die Betrachtung einer Schale an den Endknoten zeigt die schraubige Anordnung der Spalten bei Pinnularia, beobachtet man aber beide Schalen im Zusammenhange (Fig. 72, *4*), so ergibt sich leicht, „daß jede halbe Schraubenwindung auf der oberen Schale durch die entgegengesetzt gewundene der unteren zu einer ganzen Windung ergänzt wird“. Auch in den übrigen Teilen der Schalen sind die Raphen gekrümmt, so zwar, daß Epi- und Hypotheka entgegengesetzte Krümmungen aufweisen.

Wie weit sich die Raphen anderer Formen hier anschließen, wie weit sie abweichen, müssen weitere Untersuchungen lehren. Betont sei aber nochmals (vgl. S. 98), daß die Raphen verschiedener Arten und Gattungen an verschiedenen Stellen der Zelle liegen, man wird danach die Raphediatomeen nicht direkt auseinander herleiten können, sondern annehmen müssen, daß die fraglichen Organe in verschiedenen Gruppen selbständig herausgebildet sind — sie sind ja ohnehin wohl relativ neue Bildungen, welche den ältesten Diatomeenformen nicht zukamen.

Eine Raphe kann wohl auch, phylogenetisch geredet, verschwinden; wenigstens sind so am einfachsten die Dinge bei Achnanthes und Cocconeis zu deuten, jenen Gattungen, welche nur auf einer Schale die Raphe, auf der anderen die Pseudoraphe führen. Ist nun auch hier die letztere in dieser Weise verständlich, so ist damit nicht gesagt, daß überall die Pseudoraphe (z. B. bei Synedra u. a.) ein reduziertes Organ sei.

Mit einiger Sicherheit läßt sich nachweisen, daß aus den Raphen heraus Plasma an die Oberfläche der Zellen tritt, und bezüglich der Poren kann man Analoges event. vermuten. Dies extramembranöse Plasma wird ganz allgemein den Stoffaustausch erleichtern, aber es ist fraglich, ob damit seine Funktion erschöpft ist. Das Plasma, welches die Raphen entsenden, wird meistens für die Bewegung der Diatomeen verantwortlich gemacht, und dem Porenplasma schrieb man mehrfach eine Beteiligung am Aufbau der Membranen zu. Wie weit das berechtigt ist, wird weiter unten erörtert werden, wenn wir von Bewegung und Teilung reden.

Wir konnten oben nur einige Beispiele für die ungemein mannigfaltige Schalenstruktur der Diatomeen und speziell auch für den Porenbau, der von O. MÜLLER und SCHÜTT viel erörtert wurde, anführen; sie werden aber genügen, zu zeigen, um was es sich im Prinzip handelt und anzudeuten, daß noch vieles der Untersuchung harrt. Daß diese Schalenstrukturen seit alten Zeiten nicht bloß als Testobjekte für den Wert der Mikroskope benutzt wurden, sondern als Erkennungs- und Unterscheidungsmerkmal für Gattungen und Arten Verwendung finden, ist jedermann bekannt. Dagegen ist auch nichts einzuwenden, solange man die Schalen neben dem Inhalte betrachtet. Ganz unzulässig ist es aber, nur auf die Schalen sich zu verlassen und speziell auf kleinste Schalenunterschiede Spezies und Varietäten zu gründen. Doch das ist seit Jahrzehnten von PFITZER und vielen nach ihm gepredigt worden — das Beharrungsvermögen der Schalensystematiker aber ist völlig unerschüttert und wird auch kaum erschüttert werden durch den von KARSTEN neuerdings erbrachten Nachweis, daß bei Brébissonia Boeckii die Schalenstruktur nennenswert variieren kann, ohne daß danach eine Unterscheidung von Varietäten usw.

möglich wäre. Wir gehen auf die vielfachen Angaben über Entfernung der Streifen, Punkte usw. voneinander nicht ein und verweisen dieserhalb auf die systematischen Abhandlungen und die älteren Handbücher der mikroskopischen Technik.

Viele Diatomeen sind bekanntlich unbeweglich und sitzen dauernd am Substrat fest, andere aber führen mannigfache Bewegungen aus. *Bewegung.*

Zunächst wiederholen sich nach KARSTEN bei manchen Naviculeen die Pendelbewegungen der Closterien. Die Zellen heften sich mit einem Ende fest, das andere aber pendelt frei im Wasser.

Häufiger sind die gleitenden Bewegungen, welche sowohl von ständig freien als auch von gestielten Arten ausgeführt werden. Die letzteren lösen sich dann natürlich vorher von der Gallerte los.

Ob alle diese Diatomeen völlig frei durchs Wasser schwimmen können wie eine Volvoxkugel, ist mehr als zweifelhaft, dagegen ist auf Grund der Angaben von MÜLLER, KARSTEN u. a. ebenso sicher, daß die Diatomeen nicht bloß mit der Raphe-führenden Seite auf dem Substrat hinkriechen, sondern daß sie in jeder Lage über dasselbe hinweggleiten.

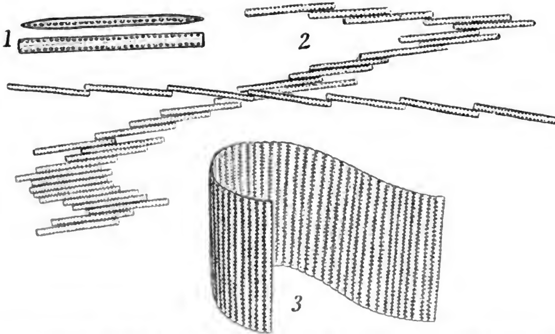


Fig. 73. *Bacillaria paradoxa* n. SMITH. *1* Einzelzellen. *2* Zellen aufeinander verschoben. *3* Zellen in gleichmäßiger Lagerung.

Eine eigenartige Gleitbewegung führt Bacillaria paradoxa aus (Fig. 73). In relativer Ruhe gleicht die Diatomee einer Rolljalousie (Fig. 73, *3*), beginnt aber die Bewegung, so verschieben sich die Einzelstäbchen rapide gegeneinander, sie geraten in Lagen wie z. B. Fig. 73, *2*, darauf folgt rückläufiges Gleiten, wiederum Bewegung nach der entgegengesetzten Richtung usw. Ein Zerfallen der Kolonie dürfte durch ganz dünne Gallerte verhindert werden.

Die Bewegungen der Diatomeen sind in verschiedener Weise erklärt worden. NÄGELI und seine Nachfolger machten osmotische Ströme für die Lokomotion verantwortlich. Diese sollten, in bestimmter Richtung von der Zelle ausgestoßen, den Apparat in Bewegung setzen. Die Theorie dürfte kaum noch Anhänger finden.

Lange Zeit Geltung hat MAX SCHULTZE's Hypothese gehabt — und auch heute wird sie u. a. noch von BERTHOLD verteidigt — wonach das

aus der Raphe austretende Plasma das Hinkriechen auf dem Substrat bedinge. Das wäre eine modifizierte Amöbenbewegung. SCHULTZE's Auffassung ist aber ins Wanken geraten, seit man weiß, daß die Diatomeen auch auf dem Gürtelbande gleiten können, und so wird man im allgemeinen geneigt sein, der von O. MÜLLER aufgestellten Theorie zuzustimmen, die wir im folgenden kurz erörtern. Mag sie auch im einzelnen noch Zweifeln begegnen, so ist sie doch sicher die bestdurchdachte. MÜLLER versuchte zudem die in Aktion tretenden Kräfte rechnungsmäßig festzulegen. Dieserhalb muß auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

Unser Autor geht aus von dem Raphebau der Pinnularien und von der durch ihn erwiesenen schraubigen Anordnung aller Spalten. Dem stark beweglichen Plasma, welches aus der Zelle in die Spalten eintritt und in diesem zirkuliert, wird eine schraubenförmige Bewegung aufgezwängt, und solche setzt sich auch fort auf Plasmateile, welche aus den Spalten mehr weniger weit hervortreten. Die Reibung dieser schraubig zirkulierenden, zähflüssigen Substanz am Wasser selber liefert nach O. MÜLLER die Kraft für die Vorwärtsbewegung der Zelle.

Etwas modifiziert ist diese Auffassung auch für Diatomeen mit Kanalraphe brauchbar; auch gerade verlaufende Plasmaströme können natürlich durch Reibung am Wasser Vorwärtsbewegung veranlassen. Ebenso zeigte MÜLLER, daß diese Theorie auch auf abweichende Fälle, wie Bacillaria paradoxa anwendbar ist — gerade im letzten Falle freilich, wie uns scheinen will, mit einigem Zwange.

Das Plasma, welches nach den Darlegungen MAX SCHULTZE's, OTTO MÜLLER's und vieler anderer Beobachter aus den Spalten hervortreten muß, direkt sichtbar zu machen, ist kaum mit Sicherheit gelungen; auch die Versuche von HAUPTFLEISCH, durch Färbungen knopfähnliche Plasmafortsätze an den verschiedensten Stellen der Diatomeenzelle zu demonstrieren, dürften mißglückt sein. — O. MÜLLER wenigstens führt die Angaben von HAUPTFLEISCH auf allerlei Fehlerquellen zurück.

Indirekt dagegen läßt sich das Protoplasma durch Fremdkörper, welche an der Raphe von Pinnularien usw. auf- und abgeführt werden, ziemlich leicht demonstrieren. Schon seit geraumer Zeit wurden erfolgreiche Versuche mit Karminkörnchen gemacht, welche man dem Wasser zusetzte.

Neuerdings haben dann BÜTSCHLI und LAUTERBORN Versuche mit Tuscheemulsion gemacht und hierbei ein Verfahren geschaffen, das die Strömungen an den Zellen besonders klar legt.

Pinnularien, in die Tuscheemulsion hineingelegt, lassen einen hellen Hof erkennen (Fig. 74, *1*), der, nach seinem Verhalten gegen Farbstoffe zu schließen, im wesentlichen durch Gallerte gebildet wird.

Sind die Pinnularien in Bewegung, so resultiert das Bild Fig. 74, *2*, *3*, d. h. die Tuschekörner geraten am Vorderende in wirbelnde Bewegung, gleiten dann ungefähr der Raphe parallel nach rückwärts, nähern sich hier der vorderen Öffnung im Zentralknoten, ballen sich dort und werden in Fadenform nach rückwärts abgestoßen. Fig. 74, *2* zeigt, daß der Tuschestrom sich nur in mäßiger Breite über die Raphe hinzieht. O. MÜLLER findet in diesen Vorgängen eine Bestätigung seiner Theorien. LAUTERBORN dagegen hat das Phänomen zunächst benutzt, um darauf die Annahme zu gründen, daß der Rückstoß des Fadens die Kraft für die Bewegung der Diatomee liefere, hat aber später dieses für minder wichtig erklärt und sich dann der MÜLLER'schen Erklärung mit einigen nicht völlig klaren Modifikationen angeschlossen.

MÜLLER macht es weiter sehr wahrscheinlich, daß die Hauptmasse des

hellen Hofes sehr weiche Gallerte darstelle, und daß nur eine sehr dünne Plasmamasse in unmittelbarer Nähe der Raphe verlaufe. Von dieser aus werde dann erst der Schleim allmählich gebildet und zwar während der Bewegung, in der Ruhe sei er nicht vorhanden. Der Faden, erklärt MÜLLER, entstehe dadurch, daß Schleim die Körnchen verklebe, während LAUTERBORN einen völlig festen Gallertfaden annimmt.

Nicht alle beweglichen Diatomeen (nicht einmal alle Naviculeen) bilden diesen Gallerthof aus, bei vielen tritt die Tuscheemulsion ganz nahe an die Raphe und demnach direkt an das Plasma heran und dokumentiert hier eine Bewegung an derselben.

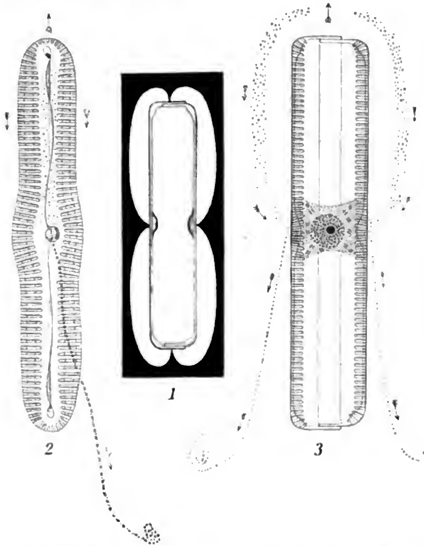


Fig. 74. *Pinnularia viridis* Ehrbg. n. LAUTERBORN. *1* In Tuscheemulsion. *2* Schalen-, *3* Gürtelband-Ansicht. Die Punkte bedeuten Tuschekörnchen, die Pfeile geben die Bewegungsrichtung derselben an.

LAUTERBORN möchte annehmen, daß die Raphen kein Plasma, nur Schleim enthalten. Die Unterscheidung zwischen hyalinem Plasma und Schleim ist natürlich schwierig, aber es ist nicht ganz verständlich, wie Schleim, der doch wohl tot ist, in den Raphen zirkulieren könnte. Der Turgor, welchen LAUTERBORN wenigstens partiell heranzieht, liefert dafür keine Erklärung.

Schleim und Gallerte.

Nach dem, was wir auf S. 99 über die Diatomeenkolonien gesagt haben, ist es klar, daß man Gallertstiele (Gallertbasale) diejenigen Schleim- oder

Gallertfäden nennen kann, welche die Bacillariaceenzellen mit dem Substrat verknüpfen; Gallertbänder (Gallertinterkalare) vereinigen zwei gleichnamige Zellen, und Gallerthüllen umschließen ein oder mehrere Individuen ganz oder doch zu einem erheblichen Teile. Die in Klammern gesetzten Namen rühren von SCHROEDER her; ich halte sie indes für entbehrlich.

Dieser Autor hat wie bei den Desmidiaceen auch hier die Gallerthüllen mit Hilfe von Tusche sichtbar gemacht und aus seinen, wie aus den Beobachtungen älterer Forscher ergibt sich, daß nicht alle Diatomeen mit diesen Gebilden ausgestattet sind, und daß auch diejenigen Formen, welche den Schleim meistens führen, zeitweilig davon frei sein können. Die Gallerte tritt als Hülle besonders dann auf, wenn die Auxosporenbildung beginnt, sie sorgt für Verbindung der kopulierenden Zellen, aber natürlich fehlt sie auch vegetativen Zellen nicht, z. B. hüllt sie die Kolonien der Fragilaria (Fig. 75, *2*) völlig ein. In anderen Fällen spannt sich Schleim sogar in verschiedener Schichtung und in verschiedener Dichtigkeit zwischen den Einzelzellen aus (Fig. 75, *1*); das ist bei Tabellaria schon sehr deutlich und noch auffälliger dürfte diese Erscheinung (nach VOIGT) bei Asterionella sein, bei welcher Gallertmembranen zwischen den radiär ausstrahlenden Zellen einer Kolonie ausgespannt sind. Das Ganze gleicht damit einem ausgespannten Fallschirme (s. u. Plankton), und die Sache wird noch kompliziert dadurch, daß die zarten Gallertmembranen von derberen Strängen in tangentialer Richtung durchzogen werden. Diese von VOIGT zeitweilig als Plasma angesprochenen Stränge dürfte man mit SCHROEDER eher als Gallertmassen betrachten.

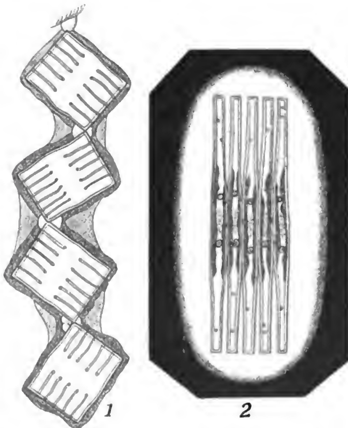


Fig. 75 n. SCHROEDER. *1 Tabellaria flocculosa* Kütz. *2 Fragilaria crotonensis* Kitt mit Gallerthüllen resp. -Häuten.

O. MÜLLER fand in gewissen Fällen eine Stäbchenstruktur der Schleimhüllen wie bei den Desmidiaceen, er glaubt aber nicht, daß bestimmt geformte Poren für den Austritt derselben verantwortlich gemacht werden müssen, wie HAUPTFLEISCH das will.

Dagegen ist kaum mehr bestritten, daß alle Gallertbänder und Stiele, überhaupt alle derberen Fäden dieser und ähnlicher Art aus bestimmt geformten Gallertporen hervorgehen, ganz ähnlich wie bei den Desmidiaceen.

G. KARSTEN hat wohl zuerst für Brébissonia einen Gallertporus genauer beschrieben; O. MÜLLER hat dann ausführlichere Untersuchungen angestellt.

An den Zickzackketten von Diatoma läßt sich die Sache gut demon-

strieren. Jede Zelle trägt oder berührt zwei Gallertbänder und diese stehen einander diagonal gegenüber, wenn man eine Gürtelbandansicht des Ganzen vor sich hat (Fig. 76, *1*). Genaue Untersuchung lehrt, daß dementsprechend Gallertporen vorhanden sind. Diese haben (Fig. 76, *2*) eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Hoftüpfel, sie liegen an den Zellenden ein wenig seitwärts von der Mediane. In jeder Zelle sind aber nur zwei solcher Pori gegeben, jede Schale besitzt einen, und zwar sind die Poren in Epi- und Hypotheka ebenso diagonal gestellt wie die in Fig. 76, *1* gezeichneten Gallertbänder.

Wie Diatoma verhalten sich viele kettenbildende Diatomeen, doch hat z. B. Grammatophora auf jeder Schale zwei Poren.

Von Interesse ist, daß Tabellaria (Fig. 76, *4*) außer den Endporen noch in der Mitte der Schale ein ähnliches Organ besitzt. O. Müller glaubt, daß dasselbe die Kittsubstanz für die Verbindung der Zellen liefere.

Die polsterbildenden Synedren führen auf jedem Schalenende einen Porus. Die stielbildenden Licmophoren aber zeigen nur einen Porus am Fußpol einer Schale (Fig. 76, *3*). Auch dieser genügt natürlich. Andere Formen verhalten sich nachweisbar oder wahrscheinlich ähnlich und bieten prinzipiell kaum etwas neues; nur bei Melosira undulata scheint ein ganzer Kranz von Gallertporen vorhanden zu sein, der auch mehrere Stiele bildet (Fig. 70, *6*, S. 107).

Die Poren stellen nicht immer, aber doch häufig hohle Fortsätze (Dornen) dar, welche von der Membran nach innen zu gebildet werden (Fig. 76, *3*).

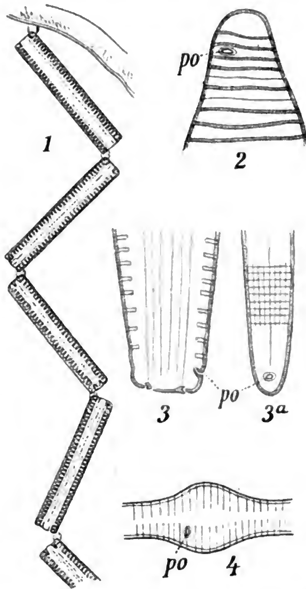


Fig. 76. *1 Diatoma vulgare* Bor. n. Smith. *2* Stück einer Schale. *3 Licmophora*, Gürtelbandseite. *3 a* dieselbe, Schalenseite. *4 Tabellaria fenestrata*, Schalenstücke. *po* Gallertporus. *2—4* n. Otto Müller.

Die „Verzweigung" der Gallertstiele steht fast selbstverständlich mit der Zellteilung in engem Zusammenhange. Jede junge Zelle bildet eben ihren eigenen Stiel aus und trennt sich damit von ihrer Schwesterzelle. Ausgeschlossen ist natürlich auf der anderen Seite nicht, daß mehrere Schwesterzellen einen gemeinsamen Stiel ausbilden.

Die Substanz der Stiele ist in konzentrierter Schwefelsäure löslich und speichert reichlich Farbstoffe auf. Im übrigen ist die Zusammensetzung nicht ganz klar, und unsicher ist auch, ob der Gallertmasse noch eine

spezifische Struktur zukomme. Manche Angaben weisen darauf hin, doch fehlt die Durcharbeitung der Frage.

Zellinhalt. Das Plasma der Diatomeenzelle bildet einen Wandbelag und diesem sind stets die äußerst mannigfaltig gestalteten Chromatophoren eingelagert. Letztere sollen in einem späteren, allgemeinen Kapitel ausführlicher besprochen und illustriert werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß neben Linsenchromatophoren größere Platten besonders häufig sind. Solche können sehr einfache Umrisse besitzen, sind aber auch (Fig. 64) vielfach in der buntesten Weise eingeschnitten, mit Zapfen versehen usw.

Die Farbstoffkörper und deren Teilungen sind meistens für die Gattungen und Spezies charakteristisch, und so bieten sie neben den Schalen ein Erkennungsmittel, das niemals vernachlässigt werden sollte; es ist aber kaum zulässig, danach in erster Linie die Gattungen zu gruppieren, wie das E. Ott und Mereschkowsky versucht haben. Karsten macht richtig darauf aufmerksam, daß ein solches Vorgehen ebenso einseitig ist, wie die ausschließliche Benutzung der Schalenstruktur zu dem gleichen Zwecke.

Über die Farbstoffe, welche bei den Diatomeen das Chlorophyll begleiten, berichten wir ebenso wie über die Assimilate im allgemeinen Teil, und bemerken hier nur, daß besonders Öl als Assimilationsprodukt resp. als Reservestoff auftritt und sich gelegentlich (z. B. in den Kulturen verschiedener Art) in großen Massen anhäuft.

Natürlich sind die Diatomeen befähigt, allein aus Kohlensäure und anorganischen Salzen ihre Leibessubstanz aufzubauen; allein man hat vielfach die Erfahrung gemacht, daß sie verunreinigte Wässer dem relativ reinen Schlamm, Schlick oder Sandboden vorziehen, und daraus geschlossen, daß sie wohl auch organische Substanz verarbeiten können (s. Miquel). Karsten hat das direkt nachgewiesen, indem er Nitschien, Naviculen usw. in Lösungen von Traubenzucker mit und ohne Glykokoll usw. zog. Diese Diatomeen wachsen und vermehren sich auf solchen Substraten im Lichte wie im Dunkeln und reduzieren dabei ihre Chromatophoren. Besonders auffallend ist, daß die Farbkörper im Lichte rascher zurückgebildet werden als im Dunkeln. Mögen nun die Chromatophoren im einen Falle auch stark verkleinert werden, im anderen verblassen, so verschwinden sie doch niemals, und sie werden vollkommen regeneriert, sobald die Zellen in anorganische Nährlösung übertragen werden. Das ist ein Seitenstück zu dem, was Klebs und Zumstein an Euglenen, andere Autoren an anderen niederen Organismen beobachteten, außerdem leiten Karsten's Befunde hinüber zu den Beobachtungen über völlig farblose Diatomeen. Seit Cohn haben de Vries, Klebs, Provazek u. a. diese Formen gelegentlich erwähnt. Benecke, der auch die Literatur zusammenstellt, findet, daß die farblosen Diatomeen (es handelt sich in erster Linie um Nitschien) ihre Chromatophoren völlig eingebüßt haben, und daß sie deshalb auf saprophytische Lebensweise absolut angewiesen sind. Sie leben demnach besonders dort, wo sich Fäulnisprozesse in größerem Umfange abspielen, z. B. in dem bekannten „toten Grunde“ des Kieler Hafens usw., sowie in verunglückten Algenkulturen.

Außer dem plasmatischen Wandbelage findet sich nach Pfitzer, Lauterborn u. a. in der Diatomeenzelle fast regelmäßig eine Plasmabrücke, welche ungefähr von einer Schalenmitte zur anderen zieht und damit den Vakuolenraum annähernd in zwei gleiche Teile zerlegt (Fig. 64, 2, S. 98). Von dieser Brücke ausgehend, können dann noch die verschiedensten Plasma-Stränge und -Bänder die Vakuolen durchsetzen.

Die Plasmaverteilung weist dann auch dem fast immer in Einzahl vorhandenen Kerne seinen Platz an; wir finden ihn mitten in der Brücke derart gelagert, daß er von allen homologen Punkten der Membran annähernd gleich weit entfernt ist.

Der Nucleus ist häufig rund, häufig nierenförmig usw., er besitzt den üblichen Aufbau, auch Nukleolen fehlen nicht. Bei Chaetoceras sah GRAN mehrkernige Zellen (s. unten).

Neben dem Kerne, bei Surirella in der Einbuchtung desselben, ist bei einigen großen Arten besonders durch LAUTERBORN ein Centrosoma nachgewiesen worden (Fig. 64, *2*, S. 98), bei anderen konnte man es bislang nicht wahrnehmen, an seiner Existenz ist aber kaum zu zweifeln.

Das Plasma zeigt nicht selten strömende Bewegungen, die bei Nitschien usw. häufig verfolgt wurden. In der Umgebung des Kernes finden sich häufig Doppelstäbchen, welche nach allen Richtungen von ihm ausstrahlen; sie scheinen in Verbindung zu stehen mit feinen Plasmafädchen, welche sich gegen die Chromatophoren fortsetzen und schließlich auf der Außenseite dieser verlaufen. Was die Stäbchen bedeuten, ist unklar, KARSTEN sah sie während der Kernteilung nicht mehr, LAUTERBORN dagegen beobachtete sie ständig. Im Plasma verteilt findet sich dann auch das bereits erwähnte Öl in Gestalt von Kugeln. Aber nicht alles, was man in den Diatomeenzellen früher für Öl ansprach, stellt ein solches dar, sondern ein Teil der alten „Öltropfen“ bildet die BÜTSCHLI'schen Körperchen (nach LAUTERBORN), welche sich besonders dadurch kennzeichnen, daß sie Methylenblau in der lebenden Zelle speichern und daß sie in Äther und Alkohol unlöslich sind. Die sonstigen Reaktionen geben kein vollständiges Bild, aber man wird sie vorläufig doch wohl den Gerbstoffbläschen der Zygnemen und den Physoden anreihen müssen, selbst wenn sie nicht genau dieselben Stoffe führen wie diese. Vielleicht kommen auch die PALLA'schen Karyoide in Frage. Wie die Physoden führen sie in manchen Fällen, in welchen sie in Mehrzahl auftreten, innerhalb des Plasmas gleitende Bewegungen aus, in anderen Fällen, z. B. bei Cymbella und Navicula, liegen sie fest, und dann beobachtet man nur ihrer zwei. Besonders in Austernbassins, doch auch an verschiedenen anderen Orten, fanden RAY LANKESTER und später MOLISCH eine blaue Diatomee (Navicula ostrearia), die bisweilen eine blaugrüne Wasserfarbe hervorruft. Die Autoren geben an, daß ein blauer Farbstoff, speziell an den Zellenden, dem Plasma der Diatomee eingelagert sei. Doch sind die Untersuchungen nicht abgeschlossen.

Der Turgordruck der Diatomeenzelle beträgt drei bis fünf Atmosphären, kann aber z. B. bei Melosira erheblich gesteigert werden. Darüber wolle der Leser das weitere in dem Kapitel nachsehen, welches den Turgor allgemein behandelt Hier wäre mit einigen Forschern nur zu fragen, weshalb der Innendruck der Zelle die Gürtelbänder nicht auseinander schiebt. Vielfach wird angenommen, daß die Reibung der Bänder aneinander hierfür genüge. Dann scheint mir aber doch die Frage berechtigt, welche Faktoren die Reibung vermindern, wenn die Teilung beginnt, während welcher ja, wie wir noch sehen werden, die Gürtelbänder aneinander vorbeigleiten. Die Sache ist unklar, und ich glaube, man wird auch hier ohne eine „Kittsubstanz“ nicht auskommen.

Zu fragen wäre auch, ob und wie der Turgor sich vor und während der Auxosporenbildung verändert. Sinkt er, wie das bei den Conjugaten nachgewiesen ist, dann müßte auch diese Tatsache bei der obigen Erörterung in Rechnung gezogen werden.

Zellteilung. Die Teilung der Diatomeenzelle geht mit der Kernteilung Hand in Hand. Sie wurde an Surirella am eingehendsten von LAUTERBORN studiert und mag für diese zunächst geschildert sein. Plasma und Kern wandern an das breitere Ende der Zelle (Fig. 77, *1*), der Kern lockert sich und gleichzeitig tritt **außerhalb** desselben die erste Anlage der Zentralspindel auf (Fig. 77, *1*), sie geht aus dem Centrosoma hervor, das sich —

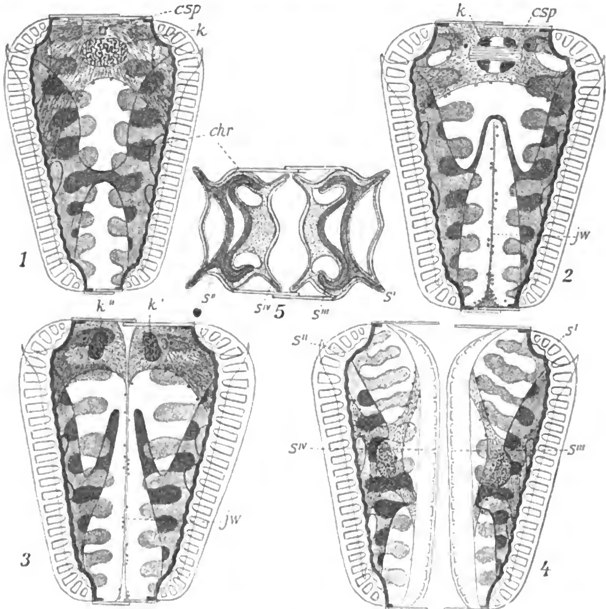


Fig. 77. *Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. Zellteilung. *1* Wanderung des Kernes an den einen Pol der Zelle. *2* Kernspindelbildung u. erste Anlage der jungen Wand. *3* Zerlegung des Zellinhaltes vollendet. *4* Beginnende Ausbildung der Schalen. *5* Schalen vollendet, Gürtelbänder fehlen noch. s^{I} s^{II} alte, s^{III} s^{IV} junge Schalen. *jw* Junge Wand. *k* Kern. *chr* Chromatophor. *csp* Zentralspindel.

nach LAUTERBORN wenigstens — zu diesem Zwecke teilt. Die Zentralspindel dringt später in den Kern ein, die Chromosomen ordnen sich um sie, gleiten zu den Polen (Fig. 77, *2*) und formieren sich zu den Tochterkernen wesentlich in bekannter Weise. Neue Centrosomen werden nach LAUTERBORN's, von KARSTEN's etwas abweichenden Angaben, aus den Enden der Zentralspindel gebildet (Fig. 77, *3*). Inzwischen ist längst die Zell-

wand angelegt; sie entsteht als plasmatische Platte am schmalen Zellende und schreitet gegen das breitere vor (Fig. 77, *2*). Die Chromatophorenbrücke wird schließlich zerschnitten, und endlich wird auch die Zentralspindel in zwei Hälften zerlegt. In der Plasmalamelle differenzieren sich dann (Fig. 77, *3*) die beiden jungen Zellwände, welche zunächst ganz gerade resp. flach sind. Später aber beginnt ein Wachstum derselben und es werden zunächst die Skulpturen der Schale herausmodelliert (Fig. 77, *4*, *5*), während der Kern wieder in die Mitte rückt.

Das neue Gürtelband entsteht ziemlich spät (es ist z. B. in Fig. 77, *5* noch nicht vorhanden). Dasselbe legt sich immer der Innenseite des älteren an, und so steht als allgemeines Gesetz fest, daß die Epitheka stets dem älteren, die Hypotheka aber dem jüngeren Teil einer Zelle entspricht.

Das Chromatophor muß nach erfolgter Teilung der Zelle natürlich auch eine Ergänzung erfahren. Diese erfolgt meist erst, wenn ein großer Teil der Vorgänge, die wir soeben schilderten, sich bereits abgespielt hat. Das Weitere darüber findet sich im Abschnitte über die Chromatophoren.

Nach den verschiedenen Autoren enthält schon die junge Membran etwas Kieselsäure, da sie sich aber nachher noch verändert und in die Fläche wächst, kann der Siliziumgehalt nicht unbedingt das Wachstum hemmen. Später freilich sind die älteren Panzer nicht mehr wachstumsfähig. Das geht unter anderem aus Messungen hervor, welche bezeugen, daß sich Querstreifen und ähnliche Skulpturen an älteren Zellen nicht voneinander entfernen.

Während der Zellteilung schieben sich wohl auch die alten Gürtelbänder auseinander, aber die Verbindung bleibt doch bestehen, bis die jüngere Panzerhälfte in allen wesentlichen Punkten fertiggestellt ist (Fig. 77, *5*), erst dann lösen sich die Schwesterzellen voneinander.

In ganz ähnlicher Weise wie bei der ausführlicher behandelten Surirella werden bei den weitaus meisten Diatomeen die jungen Zellhälften innerhalb der alten Gürtelbänder bis auf den letzten Baustein fertiggestellt. Erst dann findet eine völlige Befreiung der ersteren statt. Das hatte besonders Otto Müller scharf betont. Schütt dagegen glaubte, daß viele Skulpturen, Stacheln und sonstigen Fortsätze erst dann entstehen, wenn die junge Schale resp. Hypotheka bereits völlig isoliert oder doch nicht mehr vom alten Gürtelbande bedeckt ist. Er hatte recht bezüglich der langen Hörner von Chaetoceras und mancher anderen Fortsätze, welche mit der Längsachse der Zellen einen großen Winkel bilden. Solche Organe entstehen tatsächlich als Buckel an der jungen, bereits freigelegten Theka und diese vergrößern sich unter Flächenwachstum der Membran und Eintritt von Plasma in die sich stets verlängernden Fortsätze (vgl. Fig. 62, S. 96).

Schütt aber wies selber nach, daß dieses eigentlich der seltenere Fall ist. Die zahlreichen Dornen und sonstigen Fortsätze, sowie auch die Membranzeichnungen, welche annähernd in der Längsachse der Zellen liegen, entstehen tatsächlich so wie O. Müller wollte.

Fügen wir noch einige Beispiele hinzu und halten wir uns einmal an Rhizosolenia, so findet bei der eben erwähnten Gattung die Teilung des Plasmaleibes ungefähr in der Weise statt wie bei Surirella, nachher aber rücken die beiden neu entstandenen Hälften weit auseinander, etwa so wie in Fig. 78, *1*. Ein scheinbar leerer Raum wird zwischen den Plasmamassen ausgespart, und in diesen schieben sich vom Plasma aus die Dornfortsätze vor (Fig. 78, *2*, *3*). Schütt gibt an, daß zuerst die Spitzen, dann die Basis und endlich erst die eigentliche Schale, welche die Spinae trägt, gebildet werde. Die Entwickelung wäre also hier eine sukzedane.

Sceletonema (Fig. 67, S. 101) schließt sich insofern an die vorerwähnte Gattung an, als auch hier die geteilten Plasmamassen auseinander rücken. Fast noch auffälliger aber als bei Rhizosolenia ist zu konstatieren, daß die Zellen, welche in die Teilung eintreten sollen, vorher eine erhebliche Verlängerung im Sinne der auf S. 93 definierten Längsachse erfahren. Damit ist selbstverständlich eine erhebliche Verbreiterung der Gürtelbänder verbunden, und diese ist auch aus Fig. 67, S. 101 leicht zu erkennen.

Ist die Trennung der Plasmaleiber vollzogen, dann werden die Stäbchen gebildet, welche (Fig. 67, S. 101) die Zellen auseinander halten oder verbinden. Das geschieht nach SCHÜTT simultan, man kann nicht wie bei Rhizosolenia gleichsam ein Herausschieben aus dem Zellplasma nachweisen, die Gebilde werden vielmehr sofort in ihrer ganzen Länge sichtbar.

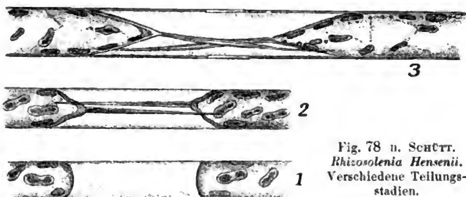


Fig. 78 n. SCHÜTT. *Rhizosolenia Hensenii.* Verschiedene Teilungsstadien.

Da die Gürtelbänder, welche die Stäbchen umhüllen (SCHÜTT spricht von Höschen!), später abgeworfen werden (Fig. 67, *3*), steht schließlich das für Sceletonema mehrfach beschriebene Stäbchengerüst in direkter Berührung mit dem umgebenden Wasser.

Die Beispiele werden genügen, um zu zeigen, auf was es in diesen Fällen ankommt.

SCHÜTT hält den Raum, welcher nach Trennung der Plasmaleiber entsteht, für einen Intercellularraum, der als Schutz dient für die Zeit, in welcher die Skulpturen und Fortsätze der Zellwand ausgestaltet werden, und er meint, daß dieses alles von den noch halb nackten Protoplasten in jenen Raum sukzessive hineingebaut werde. Auch für Sceletonema vermutet er, daß von den noch nackten Plasmamassen Fortsätze in den Intercellularraum entsandt werden, welche dann aufeinander stoßen und sich zu Stäben umwandeln.

Dem widerspricht OTTO MÜLLER, nach ihm ist noch Plasma in dem fraglichen Zwischenraume vorhanden, und wenn die Membranbildung beginnt, so bleibt dasselbe mit dem eigentlichen Zellplasma durch die Poren in Verbindung, die einfach als Öffnungen ausgespart werden. Das leuchtet mir wohl ein und jene Annahme könnte vielleicht durch Versuche an Fäden anderer Algen gestützt werden, in welchen zerschnittene Zellen neue Membranen bildeten, wenn ihr kernlos gewordenes Plasma durch Poren der Membran mit intakten Nachbarzellen in Verbindung stand.

Erwiesen freilich ist auch O. MÜLLER's Auffassung nicht, deshalb wäre erneute Untersuchung bei kontinuierlicher Beobachtung des Objektes, die keiner der Autoren ausgeführt hat, recht erwünscht. Das ist ja freilich nicht leicht.

O. MÜLLER findet, daß die Stäbchen der Stephanopyxis (Fig. 67, S. 101), sowie diejenigen des Sceletonema von feinen Kanälchen längs durchsetzt sind. Er glaubt, daß letztere Plasma enthalten, und daß auf diesem Wege nicht nur ein Längenwachstum derselben (das SCHÜTT gegen KARSTEN geleugnet hatte), stattfinden könne, sondern auch eine plasmatische Verbindung zwischen den Einzelzellen hergestellt werde. Auch für andere Fälle vermutet er eine solche.

Das kann nicht ohne weiteres bestritten werden, indes müßte man die Frage, ob nicht etwa Schleimporen vorliegen, welche die Kittsubstanz bilden, wohl etwas weiter in Erwägung ziehen als O. MÜLLER das tut.

Die Teilungen der Diatomeenzellen spielen sich mit Vorliebe in der Nacht ab, wie das ja auch für andere Algen bekannt ist, und das dürfte der Grund sein, warum sie relativ selten zur Beobachtung kommen. Im übrigen geht der Prozeß recht rasch vor sich, meistens ist in wenigen Stunden alles erledigt.

In den Perioden lebhaftesten Wachstums dürfte etwa alle vier bis fünf Tage die Teilung einer gegebenen Zelle erfolgen, und aus solchen Daten läßt sich dann, wie dies z. B. KARSTEN, durch HENSEN angeregt, getan, der Vermehrungsfuß berechnen.

Durch Rechnung feststellen läßt sich dann außerdem noch, in welcher Weise sich die Zellgröße bei den einzelnen Individuen mit der Teilung ändert.

Nach dem, was wir oben berichteten, muß, da die jüngere Theka unter die ältere greift, die Tochterzelle um die doppelte Dicke eines Gürtelbandes kleiner sein als die Mutterzelle. Unter der Voraussetzung, daß sich alle Zellen gleichmäßig teilen, läßt sich nun aus dem Binomialsatz berechnen, wieviel Zellen von einer bestimmten Länge nach einer gegebenen Zahl von Teilungen vorhanden sein müssen, und O. MÜLLER zeigte, daß schon nach recht kurzer Zeit, d. h. nach einer mäßigen Zahl von Teilungen, Zellen von relativ minimaler Größe produziert werden können.

Tatsächlich entsprechen nun nach MIQUEL die Teilungen von Nitschia linearis den obigen Forderungen, während nach OTTO MÜLLER Melosira arenaria diesem Gesetze nicht ohne weiteres folgt. MÜLLER's Beobachtungen und Messungen ergeben, daß diejenige Zelle, welche die ursprüngliche Hypotheka (kleinere Zelle) erhält, doppelt soviel Zeit gebraucht zur Vollendung einer neuen Teilung als diejenige, welcher die Epitheka (größere Zelle) zukam, d. h. allgemein ausgedrückt: die kleinere Zelle teilt sich in der $n + 2$. Teilungsperiode, während die größere sich bereits in der $n + 1$. zerlegt.

O. MÜLLER setzt dann auseinander, wie auf diesem Wege einer überraschen Verkleinerung der Zellen vorgebeugt werde, und erklärt auch aus dieser Tatsache die weitere, daß Auxosporen seltener sind als man erwarten sollte, falls überall die Binomialreihe befolgt wird.

Während nun LUDWIG sich so ziemlich auf den MÜLLER'schen Standpunkt stellt, glaubt MIQUEL auf Grund weiterer Versuche, daß das MÜLLER-sche Teilungsgesetz nur bei einzelnen Arten gültig sei, in den meisten Fällen richten sich die Diatomeen nach dem Binomialsatze. Er belegt das noch durch Messungen an einigen weiteren Spezies, gibt aber doch auch zu, daß gewisse Unregelmäßigkeiten Platz greifen können, z. B. dadurch, daß die Dicke der Gürtelbänder abnimmt. Zuletzt hat BACHMANN noch der MÜLLER'schen Auffassung das Wort geredet.

Ich meinerseits sehe noch nicht ganz klar in der Sache und glaube, es werden noch weitere Messungen sowie andere Beobachtungen nötig sein.

Solche müßten wohl gewisse Befunde von SCHROETER und VOGLER auf der einen, von OTTO MÜLLER auf der anderen Seite berücksichtigen. Der letztgenannte Autor beobachtete nämlich, daß einige Melosira-Arten Zellen mit fein- oder mit grobpunktierten Wänden bilden können. In manchen Fällen setzen nur Zellen einer Sorte die Fäden zusammen, so daß auch diese in toto grob- oder feinpunktiert erscheinen; in anderen Fällen aber herrscht ein gemischtes System: Zellen beiderlei Art wechseln im nämlichen Faden miteinander ab, und daraus folgt (was auch die Beobachtung bestätigt), daß zeitweilig Zellen auftauchen müssen, deren beide Schalen verschieden punktiert sind. Wieweit solche Erscheinungen von der Außenwelt etwa abhängen, konnte O. MÜLLER nicht feststellen. SCHROETER und VOGLER aber fanden einen vermutlich ähnlichen Formwechsel bei Fragilaria crotonensis in Zusammenhang mit der Jahreszeit. Bei dieser Diatomee lassen sich nach der Größe mindestens zwei Varietäten unschwer unterscheiden; die eine dominiert im Frühjahre, die andere im Herbst usw.

Genau übersehen lassen sich auch diese Erscheinungen noch nicht, und speziell im letzten Falle weiß man nicht, ob etwa zwischen die große und kleine Varietät Auxosporen eingeschaltet sind.

Solche Dinge mit MÜLLER als Mutationen im DE VRIES'schen Sinne aufzufassen, liegt wohl vorläufig kein Grund vor.

Auxosporen. Die Verkleinerung der Diatomeenzellen und die sie beherrschenden Gesetze wären kaum so eingehend untersucht worden, wenn man sie seit PFITZER nicht in die engste Beziehung zur Auxosporenbildung gebracht und betont hätte, daß die erstere die Ursache der letzteren sei. Scharf ausgedrückt heißt das: für jede Art ist eine Minimalgrenze für die Größe der vegetativen Zellen festgesetzt; ist diese erreicht, so muß Auxosporenbildung einsetzen. Eine konstante Zahl von Zellen wäre also zwischen je zwei Auxosporen eingeschaltet.

In dieser extremen Zuspitzung ist PFITZER's Auffassung wohl nur selten vertreten worden und in dieser Form widerspricht sie auch allem, was wir namentlich durch KLEBS in neuerer Zeit über die Fortpflanzung niederer Organismen kennen gelernt haben. KLEBS, KARSTEN u. a. betonen denn auch, daß wahrscheinlich die Diatomeen ebenso gut wie Vaucheria u. a. Beispiele dafür liefern könnten, daß die sexuelle Fortpflanzung durch äußere Faktoren induziert werde. Wir würden uns sehr wohl vorstellen können, daß wiederholte Teilung und alles, was mit ihr zusammenhängt, die Disposition zur Fortpflanzung schafft, welche dann durch äußere Faktoren ausgelöst wird. Wirken diese letzteren nicht hinreichend, so können wohl auch die mit der Verkleinerung verbundenen Prozesse direkt Auxosporen hervorrufen. Auf diese Weise würde es sich erklären, daß sehr häufig (nach KLEBAHN, KARSTEN u. a.) bei Rhopalodia, Navicula u. a. Zellen sehr verschiedener Größe miteinander kopulieren und ebenso würden MIQUEL's durch Messung und Reinkultur erzielte Resultate verständlich werden, nach welchen Melosira, Nitschia und andere durch Teilung auf eine minimale Größe herabgingen, um dann erst Auxosporen zu bilden. MIQUEL fand aber, daß die allerkleinsten Zellen keine Auxosporen lieferten, sondern andere, welche die Minimalgröße um ein weniges überschritten; letzteres bedarf wohl weiterer Untersuchung.

Ob es notwendig ist, mit KARSTEN einen Unterschied zwischen sexuellen und asexuellen Auxosporen (siehe unten) insofern zu machen, als man die Bildung der ersten durch äußere Faktoren, die der letzteren durch die Verkleinerung der vegetativen Zellen bedingt sein läßt, ist mir zweifelhaft.

Im Freien fällt die Auxosporenbildung nach KARSTEN in die Zeit der Hauptentwicklung der einzelnen Formen, bald in den Anfang, bald mehr zu Ende einer Entwickelungsperiode. Für die verschiedenen Arten sind die Zeiten natürlich sehr verschieden, man wird für die einen Arten im

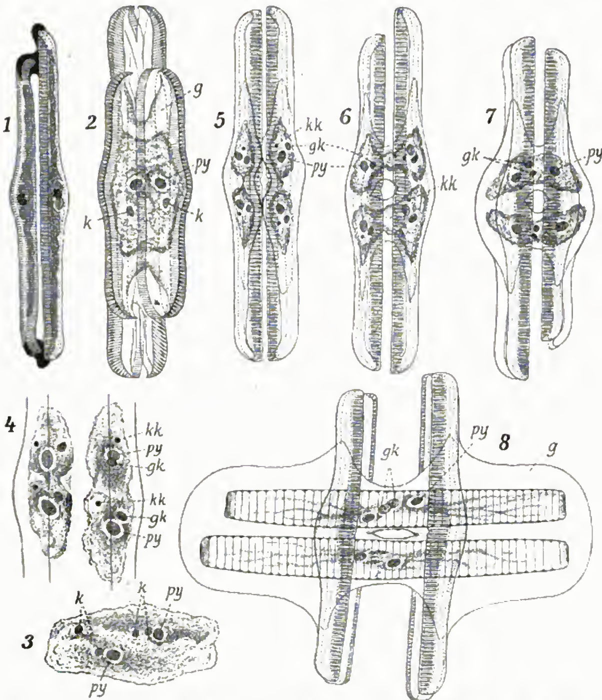


Fig. 79. Kopulation von *Rhopalodia* n. KLEBAHN. *k* Kern. *kk* Kleinkern. *gk* Großkern. *py* Pyrenoid. *g* Gallerte. Die Zellenpaare sind von der Schalenseite betrachtet, nur in 2 sieht man auf die Gürtelbandseite der kleineren Zelle. *3* entspricht 2, ist nur wegen Platzmangels um 90° gedreht.

Frühjahr, für die anderen im Spätherbst in erster Linie nach Auxosporen suchen müssen. Am seltensten dürfte die Auxosporenbildung, wenigstens in unseren Gewässern, in welchen fast ausschließlich nach ihnen gesucht wurde, im Hochsommer auftreten.

Die Auxosporenbildung vollzieht sich in sehr mannigfaltiger Weise; wir wählen zunächst als Typus den Vorgang, wie er sich bei vielen Naviculeen, Epithemien usw. abspielt. Nachdem schon PFITZER und andere Angaben über die Auxosporenbildung dieser Gruppe gemacht, studierte sie KLEBAHN sehr eingehend und zuverlässig an Rhopalodia gibba, ihm folgte kurze Zeit darauf KARSTEN mit zahlreichen Untersuchungen über verschiedene andere Gattungen.

Bei Rhopalodia legen sich zwei Zellen mit der konkaven Gürtelbandseite aneinander und werden dann durch Gallertkappen fest verknüpft (Fig. 79, *1*).

Auch im Innern der Zelle bildet sich Gallerte (*g*) und wirkt einerseits bei der bald erfolgenden Kontraktion des Plasmas, andererseits bei der späteren Öffnung der Panzerhälften mit (Fig. 79, *2*), die natürlich durch Lösung der Gürtelbänder voneinander erfolgt.

Die Zellen enthalten naturgemäß im Anfang je einen Kern, bald aber beginnt im kontrahierten Plasmaleibe eine Karyokinese, die zunächst je zwei und durch Wiederholung je vier Kerne liefert (Fig. 79, *3*, *4*). Die vier Kerne jeder kopulierenden Zelle sind nur kurze Zeit untereinander völlig gleich (Fig. 79, *3*), sehr bald werden zwei derselben stark reduziert und man kann dann nach KLEBAHN Groß- und Kleinkerne unterscheiden (*gk*, *kk*, Fig. 79, *4*).

Der zweifachen Kernteilung folgt (Fig. 79, *4*, *5*) bald eine Durchschnürung der Plasmamasse in der Transversalebene der Rhopalodiazelle. Die Tochterzellen erhalten immer je einen Großkern und fast immer auch je einen Kleinkern. Nunmehr liegen in jeder Mutterzelle zwei mehr oder weniger kontrahierte Plasmamassen und diese erweisen sich als Gameten, indem sie genau so miteinander kopulieren wie das bereits für einige Desmidiaceen geschildert wurde, d. h. es vereinigen sich je zwei Plasmamassen aus verschiedenen Mutterzellen (Fig. 79, *7*). Die beiden Großkerne nähern sich und verschmelzen schließlich (Fig. 79, *8*) miteinander, die beiden Kleinkerne gehen früher oder später zugrunde.

Das Produkt der Kopulation, das wir hier auch Zygote nennen könnten, wächst nun sehr rasch zu dem Gebilde heran, das man gewöhnlich als Auxospore bezeichnet. Die Streckung findet besonders senkrecht zur Richtung der Mutterzellen statt, so daß dann Bilder wie Fig. 79, *8* resultieren. Die weitere Entwickelung der Auxospore soll später geschildert werden, hier sei nur noch erwähnt, was auch aus den Figuren hervorgeht, daß Gallerte (*g*) an allen diesen Prozessen Anteil nimmt, sie bildet nicht bloß Kopulationsfortsätze, durch welche die Plasmamassen sich vereinigen können, sondern sie wächst auch mit der Auxospore, vertritt also nach Abhebung der Panzer vollständig die Zellmembran.

Viele Navicula-Arten, Pleurosigma, Amphora usw. verhalten sich der Rhopalodia ähnlich, Abweichungen sind nur gering, die Lage der Zellen zueinander, die Gallertbildung, die Abrundung der Gameten variieren ein wenig ohne irgend etwas neues von prinzipieller Wichtigkeit zu bieten.

Bei den gestielten Arten lösen sich bald beide, bald nur eine der zur Kopulation bestimmten Zellen von ihrer Stielgallerte los. Im letzteren Fall wandert die losgelöste zur festsitzenden Zelle und darin kann man z. B. bei Achnanthes longipes einen ersten Schritt zur Differenzierung von männlichen und weiblichen Zellen erblicken.

Auf einer etwas höheren Stufe der Sexualität als die Naviculeen scheinen mir die Surirellen zu stehen. Hier legen sich zwei Zellen (mit den schmalen Enden) aneinander, die Panzerhälften öffnen sich und die beiden

ungeteilt vortretenden Plasmakörper vereinigen sich zu einer großen Auxospore (Fig. 80). Der Vorgang erinnert an viele Conjugaten, weil hier die Teilung des Protoplasten als solchen unterbleibt, aber die bei den Diatomeen übliche Kernteilung unterbleibt nicht; aus dem ursprünglichen Kern gehen durch Mitose vier hervor, aber drei von ihnen werden zu Kleinkernen, einer nur behält seine normale Größe und stellt den Sexualkern des Gameten dar. Die Berechtigung zur Ableitung dieser Vorgänge von demjenigen bei den Naviculeen erhellt aus dem Umstande, daß nicht alle drei Kleinkerne gleichartig sind, vielmehr behält einer derselben nach KARSTEN vielfach seine normale Beschaffenheit noch etwas länger.

Surirella bietet weiter den Übergang zu Cocconeis Placentula, einer schon von LÜDERS, neuerdings von KARSTEN studierten Gattung, welche bekanntlich in Schildchenform anderen Gewächsen aufsitzt. Die Panzer öffnen sich deckelartig unter Mitwirkung von Gallerte. Zunächst sind es auch Gallertfortsätze, welche von zwei benachbarten Zellen her gegeneinander stoßen und nach erfolgter Berührung einen Gallertkanal herstellen. Durch diesen schlüpft dann der ganze Inhalt der einen Zelle zu der anderen hinüber (Fig. 81, *3*, *4*) und vereinigt sich mit ihm zur Zygote, die dann zur großen Auxospore auswächst. Der Vorgang erinnert völlig an Spirogyra und Verwandte, nur insofern weicht er ab, als in den Gameten der Kopulation Mitose des Kerns vorausging. Im Gegensatz zu Surirella aber ist dieselbe in jeder Gametenmutterzelle nur eine einmalige und man erhält je einen Groß- und einen Kleinkern.

Unter der Annahme, daß eine Kernteilung unterblieb, läßt sich der letzte Fall sehr wohl von Surirella herleiten, denn nicht immer wird man erwarten können, daß solche (wenigstens mutmaßlich) überflüssigen Kernteilungen dauernd

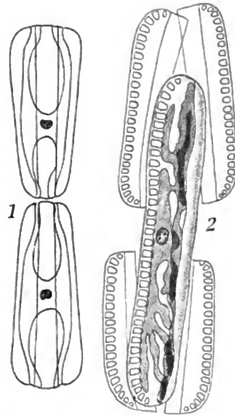


Fig. 80 n. KARSTEN. *Surirella saxonica.* *1* zwei Zellen haben sich zwecks Kopulation mit den schmalen Seiten genähert. *2* Auxospore.

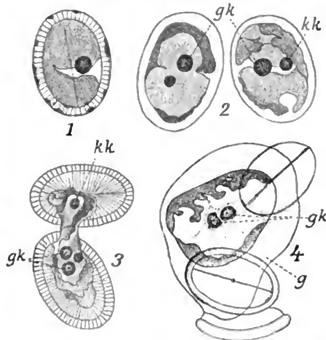


Fig. 81 n. KARSTEN. *Cocconeis Placentula.* *1* Vegetative Einzelzelle. *2* Zellenpaar bei Beginn des Sexualaktes. *3*, *4* Vereinigung der Gameten. *gk* Großkern. *kk* Kleinkern. *g* Gallerte.

erhalten bleiben, sie können verschwinden; man vergleiche nur die Fucaceen. Die einzelnen Gattungen dieser Familie sind untereinander durch die reduzierten Kerne bequem zu verknüpfen (s. unten), aber bei Fucus selbst finden wir nichts von reduzierten Zellen usw., und doch ist jedem einleuchtend, daß die Familie von Formen herstammen müsse, deren Gametangien viel reichlichere Teilungen erfuhren als das heute noch bei Fucus der Fall ist (s. unten).

Die Surirellen und Cocconeis betrachteten wir als fortgeschrittene Formen, wenigstens bezüglich des Sexualaktes, viel häufiger tritt aber zunächst in den mit Raphe oder Pseudoraphe versehenen Gruppen eine Reduktion der Sexualität ein.

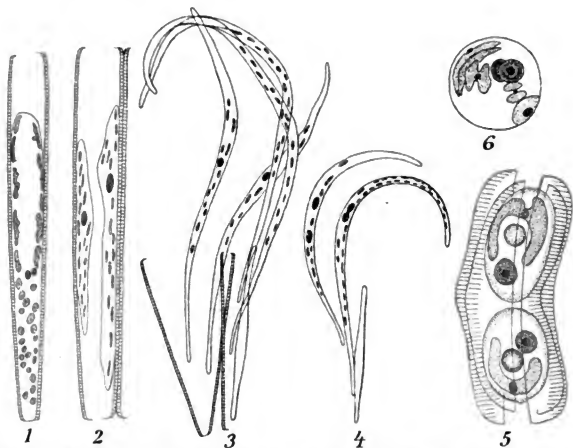


Fig. 82 n. Karsten. *1—4 Synedra affinis* in verschiedenen Stufen der Auxosporenbildung. *5, 6 Achnanthes subsessilis.*

Ein solcher Fall glaube ich, ist zunächst in den Vorgängen bei Achnanthes subsessilis realisiert. Hier bleiben die Zellen isoliert, teilen aber ihr Plasma in zwei Gameten mit je einem Kern (Fig. 82, *5*). Die Schwestergameten vereinigen sich aber später wieder miteinander und wachsen zur Auxospore heran. Die Vorgänge erinnern an die „seitliche“ Kopulation von Schwesterzellen bei den Zygnemeen, und man kann sie natürlich als einen primitiven Sexualakt auffassen, doch scheinen mir dieselben sich besser in die Gesamtheit der Vorgänge bei Diatomeen einzupassen, wenn man annimmt, daß hier einer der mannigfaltigen Fälle von sexueller Reduktion vorliegt, durch welche überhaupt die Diatomeen sich auszeichnen.

Sicher reduziert ist unserer Meinung nach Synedra affinis (Fig. 82), hier teilt sich die Zelle unter Sprengung des Panzers der Länge nach in

zwei Hälften (Fig. 82, *1*, *2*). Eine Kopulation findet nicht statt, vielmehr streckt sich jede der beiden Zellen rasch bedeutend in die Länge und wird direkt zur Auxospore (Fig. 83, *3*). Jede Auxospore enthält einen Zellkern, doch treten während der Streckung der ersteren in dem Kern, der auch seinerseits etwas gestreckt wird, zwei Nukleolen auf, und bisweilen sah Karsten ihn sogar in zwei Kerne zerfallen (Fig. 82, *4*), die sich später aber wieder vereinigen.

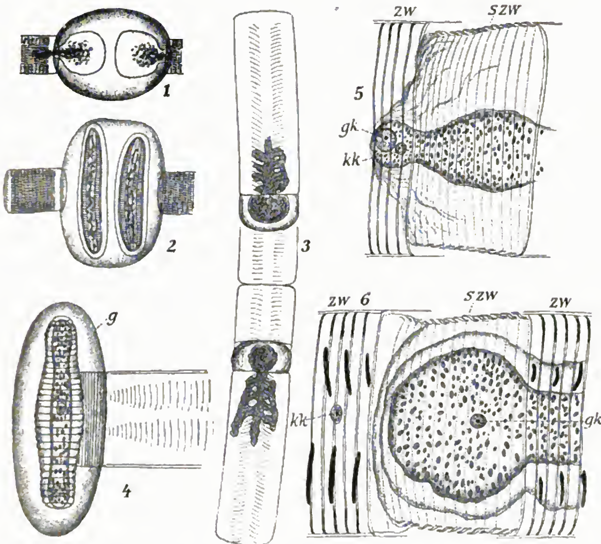


Fig. 83. *1* u. *2* *Rhabdonema arcuatum* n. Smith. *3*—*6* *Rhabdonema adriaticum* n. Karsten. *zw* Zwischenbänder. *szw* Sekundäre Zwischenbänder. *gk* Großkern. *kk* Kleinkern. *g* Gallerte.

Diese Erscheinungen weisen ganz klar auf die Deutung hin, welche den ganzen Vorgängen zu geben ist. Wir müssen Synedra affinis (andere Arten sind kaum untersucht) als apogam betrachten: Die Kopulation unterbleibt, die Teilung der Mutterzelle aber in zwei Gameten ist erhalten und die Bildung von Groß- und Kleinkern ist wenigstens angedeutet.

Von Synedra gelangen wir leicht zu Rhabdonema arcuatum (Fig. 83, *1*, *2*), auch hier wird die Mutterzelle geteilt und jede Tochter wächst zu einer Auxospore aus, jedoch sind Veränderungen am Kern der Auxospore nicht im geringsten mehr wahrnehmbar. Interessant ist nun aber das Verhalten des Rhabdonema adriaticum (Fig. 83, *3*). Hier wird nur eine Auxospore

gebildet, indem der Plasmainhalt (Fig. 83, *3*, *4*) unter starker Vergrößerung aus seinem aufreißenden Panzer hervortritt.

Diesem Prozeß geht voraus eine erhebliche Vermehrung der Zwischenbänder (die sekundären Gebilde dieser Art (*szw*) sind in der Fig. 83, *5*, *6* leicht erkennbar) und damit im Zusammenhang eine Vergrößerung der Zelle. Außerdem aber wird der Kern der Auxosporenmutterzelle geteilt. Die anfangs völlig gleichen Tochterkerne differenzieren sich bald in Groß- und Kleinkern (*gk*, *kk* Fig. 83, *5*) und endlich wird der Kleinkern ausgestoßen. Nun erst beginnt der vorhin erwähnte Austritt des Plasmas aus dem Panzer.

Das leitet nun wiederum hinüber zu Melosira, bei welcher das Plasma gewisser Zellen nach Sprengung der Schalen zu einer großen kugeligen Auxospore heranwächst (Fig. 84, *1*, *4*). Eine Kernteilung wie bei Rhabdonema findet nicht mehr statt; wohl aber werden während der geschilderten Vorgänge zwei Kernkörperchen sichtbar, nach Karsten ein letztes Zeichen einstiger Teilungen (Fig. 84, *3*).

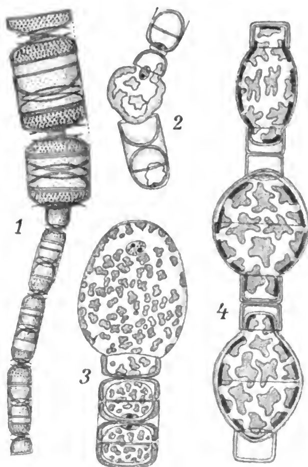


Fig. 84. *1 Melosira nummuloides* Bor. n. Smith. *2*, *3 Melosira Borreri* n. Karsten. *4 Melosira varians* Ag. n. Pfitzer. Auxosporenbildung.

Dieser letztgeschilderte Typus ist nun bei den Planktondiatomeen (siehe z. B. Bachmann über Cyclotella) mit geringen Varianten ungemein häufig, welche durch die Gestaltung der Zellen in den einzelnen Gattungen bedingt sind. Ich erwähne nur noch Chaetoceras. Hier tritt (Schütt, Gran) der Inhalt gewisser Zellen blasig an der Seite hervor, umgibt sich mit Membran und wächst dann zu einer normalen Chaetoceraszelle heran.

Wir ordneten soeben eine Anzahl von Diatomeengattungen in eine Reihe, um die mannigfaltige Auxosporenbildung klarzulegen und im wesentlichen auf Apogamie zurückzuführen. Ich möchte aber betonen, daß die gewählte Reihenfolge durchaus nicht die direkte Verwandtschaft der genannten Gattungen dokumentieren soll, vielmehr muß darauf hingewiesen werden, daß die mutmaßliche Apogamie in sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen aufgetreten ist, z. B. finden wir zwar bei den meisten Naviculeen die typische Auxosporenbildung mit Wechselbefruchtung, Navicula constricta aber ist sicher, Frustulia saxonica wahrscheinlich apogam. Die Nitschien folgen dem Naviculatypus, Nitschia paradoxa (Bacillaria) aber bildet eine Auxospore nach dem Melosiratypus. Die mit Surirella zweifellos nächstverwandte Cymatopleura bildet (nach Karsten wenigstens) zwei Auxosporen nach dem Synedratypus usw.

Diese Tatsachen scheinen mir zu dokumentieren, daß in den verschiedensten Gruppen der Diatomeen die Neigung zur Apogamie eine große ist. Die Gründe freilich, welche zu dem Verluste der Sexualität geführt haben, sind nicht ganz klar, hypothetisch aber kann man doch wohl eine „Erklärung“ geben. Apogam sind, darauf weist auch KARSTEN hin, besonders dauernd festsitzende Formen (Ausnahme u. a. Cocconeis). Falls diese sich von beweglichen ableiten, wäre ein Verlust der Sexualität verständlich. Und für die Planktondiatomeen fordert SCHÜTT direkt die Asexualität. Es ist auch zweifellos richtig, daß schwebende Formen nur zufällig miteinander in Berührung kommen, und daß bei einer solchen Lebensweise ein Geschlechtsakt kaum gesetzmäßig eintreten kann. Aus diesem Gesichtspunkte wäre also Apogamie plausibel zu machen, man müßte freilich voraussetzen, daß die typischen Planktondiatomeen sich von Grundformen herleiten, die frei im Wasser selbständig beweglich waren; und ich glaube auch, daß die ausgeprägten Planktondiatomeen nicht gerade zu den Urformen gerechnet werden dürfen.

Nach allen diesen Erwägungen stände wohl der vorgetragenen Auffassung nichts im Wege, sie wird aber doch vielleicht nicht allgemein geteilt werden, und KARSTEN, welcher die Fortpflanzungslehre der Diatomeen nach PFITZER am meisten förderte, vertritt einen anderen Standpunkt.

Zwar hält er die oben genannte Navicula usw. auch für apogam, aber er betrachtet Rhabdonema arcuatum als einen primitiven Typus. KARSTEN geht von der Tatsache aus, daß jeglicher Auxosporenbildung in letzter Instanz eine Zweiteilung der in Frage kommenden Mutterzelle zugrunde liegt. Die Doppelauxosporen der Rhabdonema erklären ihm den Melosiratypus, auf der anderen Seite aber ist nach KARSTEN aus der asexuellen Rhabdonema über Synedra die Sexualität der Naviculeen usw. hervorgegangen.

Die Auffassung KARSTEN's wird besonders denjenigen plausibel erscheinen, welche den ersten Anfängen der Sexualität nachgehen und eine vielfache Entstehung dieses Aktes anzunehmen geneigt sind. Die Hypothese wird auch dadurch gestützt, daß die asexuellen Formen zweifellos die einfacheren sind gegenüber den komplizierten Naviculeen usw., allein ich kann ihr doch nicht beipflichten.

Zunächst darf wohl hervorgehoben werden, daß kaum in einer Familie eine solche Diskordanz zwischen Zellenbau und Fortpflanzung herrscht, wie bei den Bacillariaceen. Solange in derselben Gattung sexuelle und asexuelle Spezies vereinigt werden müssen, wird es schwer, die asexuellen an den Anfang einer Reihe zu stellen.

Sodann werden bei der KARSTEN'schen Auffassung die Kleinkerne nicht leicht verständlich. Überall wo bislang solche Gebilde, im weitesten Sinne des Wortes, beobachtet wurden, stellen sie reduzierte Gebilde dar, wie das bei den Fucaceen deutlich genug hervortritt. KARSTEN aber muß die Kleinkerne als Bildungen ad hoc betrachten, dazu bestimmt, überflüssige Kernsubstanz wegzuschaffen. Diese Erklärung ist möglich, aber weniger wahrscheinlich als die andere der Reduktion normaler Kerne.

Die Beantwortung solcher Fragen hängt freilich ganz wesentlich von der Stellung ab, welche man den Diatomeen im Systeme der Algen gibt. Wer dieselben mit den Conjugaten in Verbindung bringt, wird geneigt sein, meiner eben ausgesprochenen Meinung zu folgen, wer aber die Bacillariaceen als eine besondere, isolierte Gruppe betrachtet, wird schon eher der KARSTEN'schen Auffassung zustimmen.

Die Vorstellungen, welche KARSTEN und ich uns von den Dingen gebildet haben, sind natürlich nicht die einzig möglichen, man kann die Sache ja

variieren, und dies Vergnügen hat sich MERESCHKOWSKY gemacht, ohne auch nur das Mikroskop zum Zwecke weiterer Untersuchungen angerührt oder Vergleichsobjekte unter anderen Algen gesucht zu haben. Für ihn stellt Melosira den Urtypus der Auxosporenbildung dar. Diese ist dort nur eine Wachstumserscheinung, und Verf. schildert drastisch, wie die Melosira, beängstigt ob der Verkleinerung ihrer Zellen, aus der Haut fährt. Von Melosira gelangt der Autor dann zu Rhabdonema, Synedra, weiter zu den Naviculeen und endlich zu Cocconeis usw., kurz er schlägt fast den umgekehrten Weg ein, wie ich oben. Mit ihm zu rechten ist kaum möglich, es handelt sich um Meinungen, und für die letzte liegen, wie mir scheint, die wenigsten Gründe vor.

Die Auxosporen, anfänglich nackt, umgeben sich im ausgewachsenen Stadium mit einer Membran, dem Perizonium, welche aus Zellulose oder nach BACHMANN aus Pektinsubstanzen besteht, aber doch bereits etwas Kieselsäure eingelagert enthält. Das Perizonium ist bisweilen glatt, häufiger gewellt resp. in bestimmten Abständen eingeschnürt (Fig. 79, Seite 123). Die Auxosporen sind vielfach zylindrisch und wenn sie auch in einzelnen Fällen bereits eine gewisse Formähnlichkeit mit der normalen vegetativen Zelle aufweisen, so wird die typische Form der einzelnen Spezies doch erst nach einigen Veränderungen hergestellt. Die Zwischenstufen sind nicht selten unregelmäßig.

Innerhalb des Perizoniums werden dann auch die Panzer herausmodelliert und zwar dürfte meistens (ganz sicher ist das nicht) zuerst die größere, dann die kleinere Panzerhälfte gebildet werden.

Die Ausbildung der Schalen erfolgt stets, nachdem sich das Plasma vom Perizonium zurückgezogen hat.

Nach Herstellung beider Panzerhälften reißt das Perizonium auf oder es verschleimt n. KARSTEN an den Enden (daher die Schleimkappen dort) und die Zellen kriechen heraus.

Bei vielen Diatomeen teilen sich die Auxosporen sofort nach ihrer Entstehung sehr reichlich, stellen also hier zweifellos keine Ruhestadien dar, und auch für die Formen, welche nach der Auxosporenbildung alsbald im Freien der Beobachtung entschwinden, ist zum mindesten bislang nicht erwiesen, daß die Auxosporen zu ruhenden Zellen werden, etwa wie die Zygoten der Conjugaten.

Trotzdem wird man nach Ruhestadien besonders bei den Formen fragen, welche periodisch auftreten und schwinden. Die Beobachtung hat aber bislang nur für sehr wenige Arten Dauerzellen demonstrieren können, für alle anderen bleibt es unklar, wie sie die Perioden der Ruhe überstehen.

Dauerzellen. Die wenigen Formen, an welchen Dauerzellen bekannt sind, sind Planktondiatomeen, Chaetoceras, Rhizosolenia setigera, Bakteriastrum und Attheia (n. SCHROEDER). Bei Chaetoceras zieht sich am Ende der Vegetationsperiode der Plasmakörper vom Panzer zurück (Fig. 62, S. 96), er nimmt nur noch ein Drittel des ganzen Raumes ein und umgibt sich dann mit einer Kieselmembran, welche weit derber ist als die ursprüngliche. Auf dieser Membran entstehen Stacheln und Fortsätze, welche ganz anders aussehen als die Hörner an den vegetativen Zellen der Gattung. Die Keimung dieser Ruhezellen wurde meines Wissens nicht beobachtet.

Sporen. MURRAY gibt sodann für Coscinodiscus und Chaetoceras an, daß der Inhalt sich zu 8 oder 16 Kugeln formiere, welche nur mit einer dünnen Membran umgeben sind. Die Kugeln hält MURRAY für Fortpflanzungsorgane, doch bedarf die Sache der Bestätigung, wenn auch die gegebenen Figuren vertrauenerweckend aussehen.

Ist MURRAY's Angabe richtig, so müssen der Ballung jener Kugeln Kernteilungen voraufgehen. Tatsächlich hat nun GRAN bei Rhizosolenia an gewissen Zellen eine erhebliche Vermehrung der Kerne gefunden. Er konnte leider nicht beobachten, was aus den letzteren wird, und so kann man natürlich nicht wissen, ob die Prozesse mit den ersterwähnten Vorgängen etwas zu tun haben. Ich erwähne sie hier, weil ich keinen besseren Ort weiß.

Als Fortpflanzungszellen resp. Ruhestadien gedeutet sind sodann die Craticularbildungen, welche dadurch entstehen, daß der Zellinhalt sich von der Wand zurückzieht und sich mit einer Membran umgibt; der Prozeß kann sich mehrfach wiederholen, sodaß mehrere Schalen ineinander geschachtelt werden. Diese letzteren büßen aber häufig ihre regelmäßige Gestalt ein. Solche Bildungen sind bekannt für Himantidium, Navicula, Fragilaria, Achnanthes, Achnanthidium usw. Bei letzteren sind die Schachtelungen häufig.

Da so wenig Ruhezustände bekannt sind, verdient noch besonders darauf hingewiesen zu werden, daß viele Diatomeen das Austrocknen innerhalb gewisser Grenzen vertragen. Das Plasma zieht sich dann in eine Ecke zurück.

Unter diesen Umständen ist natürlich die Möglichkeit einer Verbreitung durch die Luft, mit Staub usw., gegeben.

Literatur.

Die vorstehende Darstellung der Bacillariengruppe gründet sich, wie schon erwähnt, in erster Linie — ohne eigene Untersuchungen — auf die Arbeiten von PFITZER, OTTO MÜLLER, KLEBAHN, G. KARSTEN, FR. SCHÜTT und LAUTERBORN. Die gesamte Diatomeenliteratur hier aufzuführen, ist unmöglich und auch kaum nötig, weil aus den hierunter verzeichneten Werken die wichtigen Arbeiten zu finden sein werden.

BACHMANN, H., Cyclotella bodanica var. lemanica O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Pringsh. Jahrb. 1903. **39.** p. 106—133.

BENECKE, W., Über farblose Diatomeen der Kieler Föhrde. Pringsh. Jahrb. **18.** p. 535—72.

BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

BORSCOW, EL., Die Süßwasser-Bacillariaceen des s.-w. Rußland. Kiew 1873.

EHRENBERG, C. G., Mikrogeologie. Leipzig 1854/56.

GRAN, H. H., Diatomaceae, Silicoflagellata og Cilioflagellata. Den norske Nordhavs Expedition 1876—1878. Christiania 1897.

—— Das Plankton des nordischen Nordmeeres. Report of norweg. Fishery and Marine-Investigations 1902. **2.** No. 5.

HEURCK, VAN, Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1880/85.

—— Traité des Diatomées, contenant des notions sur la structure, la vie, la récolte, la culture et la préparation des Diatomées, la description et la figure de toutes les espèces trouvées dans la Mer du Nord et les contrées environnantes. Anvers 1899. In 8. Avec figures.

KARSTEN, G., Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. usw. von Kiel u. Helgoland. Abt. Kiel. N. F. **4.** 1899.

—— Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella u. Cymatopleura. Flora 1900. **87.** p. 251.

—— Über farblose Diatomeen. Flora. **89.** p. 404—433.

KLEBAHN, H., Zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. Rhopalodia gibba O. M. Pringsh. Jahrb. 1896. **29.** p. 595.

LANKESTER, E. Ray, On green Oysters. Quart. Journ. of micr. sc. 1886. New. ser. **26.** p. 71.

LAUTERBORN, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, Engelmann 1896.

LÜDERS, J. E., Beobacht. über d. Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. Botan. Zeitung 1862. **20.** p. 41

Mereschkowsky, C., Sur les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution. Ann. sc. nat. bot. 1903. 8e sér. **17.** p. 225—263.
—— Über Placoneis, ein neues Diatomeen-Genus. Beih. bot. Zentralbl. **15.** p. 1—30.
Miquel, P., Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Annales de Micrographie 1892 u. 1893.
Molisch, H., Notiz über eine blaue Diatomee. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 23—26.
Müller, Otto, Über den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen, insbesondere des Triceratium Favus Ehrbg. und der Pleurosigmen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin hersg. v. Reichert u. du Bois-R. 1871. p. 619.
—— Verschiedene Aufsätze in Ber. d. d. bot. Ges. von 1885 an.
—— Die Zellhaut und das Gesetz der Zellteilungsfolge von Melosira arenaria Moore. Pringsh. Jahrb. 1884. **14.** p. 232.
—— Sprungweise Mutation bei Melosireen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 326.
Murray, G., On the reproduction of some marine Diatoms. Proceed. of the roy. soc. of Edinburgh 1896/97. **21.** p. 207.
Ott, E., Untersuchungen über den Chromatophorenbau der Süßwasserdiatomaceen usw. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nw. Kl. 1900. **109**, 1, p. 769.
Palmer, Th. Ch., and Keeley, F. J., The structure of the Diatom girdle. Proc. acad. nat. sc. Philadelphia 1900. p. 465—475.
Pelletan, J., Les Diatomées. Histoire naturelle, préparation, classification etc. Paris 1888 u. 1889.
Pfitzer, E., Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Bacillariaceen (Diatom.). Hanstein's botan. Abh. Heft 2. 1871.
—— Bacillariaceen (Diatomaceen). Schencks Handb. d. Botanik. **2.**
—— Bacillariaceenliteratur in Justs Jahresber. **1** u. folg.
Provazek, S., Synedra hyalina, eine apochlorotische Bacillarie. Österr. bot. Zeitschr. **50.** p. 69—73.
Schmidt, A., Atlas der Diatomaceenkunde. In Verb. mit Gründler, Grunow, Janisch und Witt herausgegeben. 2. rev. Aufl. Fortges. von M. Schmidt u. F. Fricke. Leipzig.
Schröder, B., Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. des nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg 1902. N. F. **7.** p. 139.
—— Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 365.
Schroeter, C., und Vogler, P., Variationsstatistische Untersuchungen über Fragilaria crotonensis Kitt im Plankton des Zürichsees in den Jahren 1896—1901. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1901. **46.** p. 185.
Schütt, Fr., Verschiedene Aufsätze in den Ber. d. d. bot. Ges. von 1885 an.
—— Über die Diatomeengattung Chaetoceras. Bot. Zeitg. 1888. p. 161.
—— Zentrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899. **33.**
—— Zentrifugale und simultane Membranverdickungen. Das. 1900. **35** und Bot. Ztg. 1900. 2. Abt. p. 245.
—— Zur Porenfrage bei Diatomeen. Ber. d. d. bot. Ges 1900. **18.** p. 202—216.
—— Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel u. Leipzig 1893.
—— Bacillariales (Diatomeae) in Engler-Prantl's nat. Pflanzenfamilien. **1**, 1b.
Smith, W., Synopsis of the British Desmidiaceae. London 1853—1856.
Toni, de, Sylloge algarum. II. Bacillariaceen.
Voigt, M., Über eine Gallerthaut bei Asterionella gracillima und Tabellaria fenestrata usw. Biol. Zentralbl. 1901. **21.** p. 36.
Wille, N., Über einige von Menyhardt in Südafrika gesammelte Süßwasseralgen. Österr. bot. Zeitschr. 1903.

VII. Chlorophyceae.

Alles was unter den Algen grün oder so ähnlich aussah, ging lange Zeit, wie jedem Botaniker bekannt, unter dem Namen der Chlorophyceen. Nachdem nun aus der Formenfülle dieser großen Gruppe Heterocontae und Acontae selbständig herausgehoben sind, resultiert eine große, ziemlich einheitliche Familie, deren Glieder in zwei Punkten eine erhebliche, oft recht auffallende Ähnlichkeit besitzen, nämlich in der Färbung und im Bau der Schwärmer, soweit solche vorhanden.

Die Färbung ist rein grün, sie entspricht dem normalen Blattgrün wie wir es an den Phanerogamen, z. B. an Gräsern, gewöhnt sind. Die Chromatophoren produzieren mit ziemlich wenigen Ausnahmen Stärke und ungemein häufig führen sie auch Pyrenoide.

Die beweglichen Zellen haben die bekannte Birnform, sie tragen am spitzen Vorderende meist zwei bis vier ganz gleiche Geißeln, dazu führen sie im breiteren Teil ein Plattenchromatophor, das häufig nur mäßig gebogen ist, gelegentlich aber auch Becherform annimmt.

Faßt man unsere eben gegebenen Merkmale ganz scharf, so muß man aus der hier behandelten Gruppe die Oedogonien und Vaucherien ausschließen.

Die nordischen Forscher, sowie Blackman, die wir S. 19 erwähnten, tun das auch, und gleichzeitig führen sie den Namen Isocontae ein.

Zu so radikalem Vorgehen kann ich mich nicht entschließen; ich belasse die beiden oben genannten Familien ungefähr in der Stellung, die bislang üblich war, besonders deswegen, weil ich glaube, die abweichende Schwärmerform, welche andere Forscher zur Abzweigung der genannten Gruppen veranlaßte, sei eine abgeleitete, leicht zu verstehen aus mäßigen Abänderungen, welche die typischen zwei- oder viergeißeligen Schwärmer erfahren. Wir erörtern das in den Spezialkapiteln.

Auf die Gruppe, wie ich sie fasse, den Namen Isocontae auszudehnen, steht wohl nicht viel im Wege, notwendig ist das aber kaum und ich ziehe es vor, den alten Namen Chlorophyceen beizubehalten, der mir in der jetzt geläuterten Fassung recht brauchbar zu sein scheint.

Die Chlorophyceen kann man nunmehr in fünf große Gruppen zerlegen, diese sind:

a. **Volvocales**. Die vegetativen Zellen sind ständig beweglich oder gehen doch als solche sehr leicht in einen mobilen Zustand über. Einzelzellen oder Vereinigungen solcher zur Kugel-, Platten- usw. Form. Keine Fadenverbände. Zellen einkernig. Chromatophor mit Vorliebe becherförmig.

b. **Protococcales.** Vegetative Zellen unbeweglich, einzeln oder zu Kugel- und Netzverbänden kombiniert, Fadenbildung selten. Meist ein, selten mehrere Kerne in der Zelle. Becher- oder Plattenchromatophor in Einzahl bevorzugt.

c. **Ulotrichales.** Unverzweigte oder reich verästelte Fäden, gelegentlich auch Flächen (Scheiben). Zellen einkernig, Chromatophor meist in Einzahl, plattenförmig; häufig mit Pyrenoid.

d. **Siphonocladiales.** Der in der Regel reich verzweigte Thallus besteht aus großen, stets vielkernigen Zellen. Chromatophor netzig oder in zahlreiche Plättchen aufgelöst.

e. **Siphonales.** Thallus fädig, meist reich verzweigt, oder in spezifischer Weise ausgebildet. Querwände fehlen, daher resultiert ein nicht zellulärer Körper. Zahlreiche Kerne, zahlreiche Linsen- oder Plattenchromatophoren.

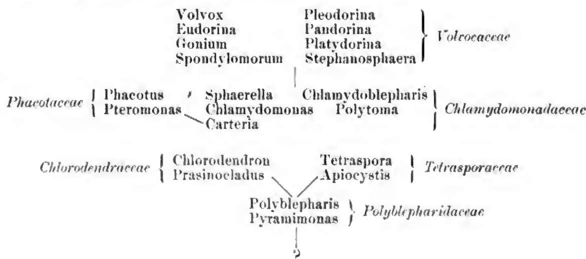
Der Leser wird sofort bemerken, daß der vorstehende Versuch zu einer Diagnose der grünen Algengruppen nur die vegetativen Merkmale berücksichtigt, die Modalitäten der Fortpflanzung aber vernachlässigt. Letztere verwendet man lieber für die Gruppierung der Familien und Gattungen in den großen eben skizzierten Abteilungen. Der Grund dafür soll später diskutiert werden, vorläufig erinnere ich nur daran, daß die niederen Glieder in den einzelnen von uns aufgestellten Reihen isogame, die höheren oogame Befruchtung haben.

Die gegebene Einteilung schließt sich an diejenige an, welche Blackman auf Grund der neueren Forschungen aufgestellt hat, ohne sich freilich genau an jene zu binden. Auch in diesem Falle habe ich von jenem Autor gewählte Ausdrücke aus Gründen der Zweckmäßigkeit beibehalten.

a. Volvocales.

Seitdem am Ende des 18. Jahrhunderts Leuwenhoek zuerst den berühmt gewordenen Volvox studierte, haben zahlreiche Zoologen und Botaniker sich unserer Gruppe angenommen, wie Bütschli das in seinem Flagellatenwerk, das überhaupt den Stand unserer Kenntnis über die Gruppe bis 1884 klar wiedergibt, hübsch und eingehend schildert. Die Folge davon ist, daß man die hierhergehörigen Formen relativ gut kennt, und daß vor allem die phylogenetischen Zusammenhänge sich mit einiger Klarheit übersehen lassen — was bekanntlich keineswegs für alle Algengruppen zutrifft.

Wir gliedern die Volvocales in folgender Weise:



Die Volvocales schwimmen meistens frei im Wasser umher, wie sich schon aus dem Gesagten ergibt. In ruhigen Buchten der Flüsse, in Gräben, Landseen, Tümpeln, ja in Pfützen und Lachen von den kleinsten Dimensionen, sogar in Dachrinnen usw. treten sie auf und erscheinen gelegentlich explosionsartig so massenhaft, fast in Reinkultur, daß die Gewässer nur von ihnen gefärbt werden. Diese Farbe ist meistens die grüne, doch werden z. B. Regenpfützen durch Sphaerella pluvialis Sommerf. und die Firnfelder der alpinen und polaren Regionen durch Sphaerella nivalis intensiv rot tingiert.

Die niederen Glieder der Volvoxreihe (Pyramimonas, Chlamydomonas, Sphaerella) werden in Salz- und Brackwasser angegeben, bevorzugen aber doch Süßwasser. Die höheren Glieder sind, wie in anderen Fällen, ganz auf das letztere beschränkt.

Die Gattungen und Arten sind vielfach kosmopolitisch, z. B. wird Pandorina in der alten Welt, in Amerika wie auch in Neu-Seeland angegeben, und unsere europäischen Volvox globator und V. aureus kommen mit nur ganz geringen Abweichungen nach Ishikawa auch in Japan vor.

1. Polyblepharidaceae.

Zu dieser in der Volvoxreihe den niedersten Rang einnehmenden Familie zählen wir nach dem Vorgange von Dangeard, Franzé und Dill Polyblepharis Dangeard und Pyramimonas Schmarda, vielleicht gehört auch Reinke's Chlamydomonas Mikroplankton dazu.

Pyramimonas ist durch Dill's Untersuchungen die bestbekannte Form. Sie stellt, wie der Name sagt, pyramidale Formen dar, welche an der Pyramidenbasis, dem Vorderende der Zelle, vier lange Geißeln tragen (Fig. 85, *1*). Die Zellen haben am Vorderende vier stumpf-flügelartige Fortsätze. Sie sind imstande metabolische Bewegungen auszuführen, wie die Euglenen. Dabei werden u. a. die vier Fortsätze eingezogen und wieder vorgestreckt, auch treten Ausbauchungen mehr in der Mitte der Zelle auf usw.

Das ist nur möglich, wenn eine Zellmembran fehlt, und die direkte Beobachtung lehrt denn auch, daß nur eine dichte Plasmaschicht den Abschluß nach außen bewirkt. In diesem Mangel einer Membran liegt ein wesentlicher Unterschied der Polyblephariden von den Chlamydomonaden.

Das Chromatophor ist in der Hauptsache becherförmig, jedoch liegt der Boden des Bechers weit nach hinten am spitzen Ende. Der Rand desselben erscheint aufgelöst in lange Lappenpaare, von welchen je eines in einem der Flügelvorsprünge liegt. Ein Pyrenoid findet sich tief im Grunde des Chromatophors, nicht bloß an ihm, sondern auch im Stroma bildet sich Stärke. Am Hinterende der Zelle sitzt ein roter Augenfleck (*a*). Der Zellkern schwebt im Zentrum der Zelle, inmitten des Chromatophorbechers.

Polyblepharis hat nach Dangeard eine einfach eiförmige Gestalt, gleicht also völlig einer Chlamydomonas, aber es fehlt eine Membran, und auch hier zeigen sich ausgiebige Metabolien. Zweifellos ist Polyblepharis die ursprüngliche, Pyramimonas die abgeleitete Form. Erstere soll übrigens nach Dangeard sechs bis acht Geißeln führen.

Von Fortpflanzungserscheinungen ist ausschließlich eine (sowohl in der Ruhe als auch in der Bewegung sich abspielende) Längsteilung bekannt,

welche bei Pyramimonas am Hinterende beginnt und nach vorn vorschreitet (Fig. 85, *2*, *3*). Dabei erhält jede Tochterzelle zwei Geißeln der Mutterzelle mit, und neben den alten Cilien wird je eine neue gebildet.

Sind, wie das meistens bei unseren Gattungen der Fall, zwei kontraktile Vakuolen vorhanden, so erhält auch jede Tochterzelle deren eine, die andere wird neu entwickelt.

Unter ungünstigen Umständen verlieren die Zellen ihre Geißeln, runden sich ab und umgeben sich mit einer Membran, welche bei Pyramimonas etwas stachelig ist. Dangeard sah nach längerer oder kürzerer Ruhe immer eine bewegliche Zelle aus den Dauerzellen von Polyblepharis ausschlüpfen. Ähnliches gilt nach Reinke für die erwähnte „Chlamydomonas".

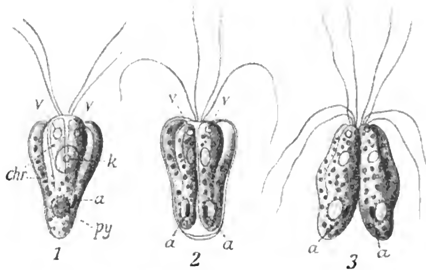


Fig. 85 n. Dill. *Pyramimonas tetrarhynchus* Schm. *1* Vegetative Zelle. *2*, *3* Teilungsstufen derselben. *k* Kern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid. *a* Augenfleck. *v* Vakuole.

2. Chlorodendraceae.

Neben den Polyblepharideen finden vielleicht einige Formen ihren Platz, welche auf ihre Beweglichkeit weitgehend verzichten, statt dessen aber sich auf verzweigten Stielen in Bäumchenform zu Kolonien vereinigen.

Die von Davis als Euglenopsis subsalsa bezeichnete Spezies, welche Senn in Chlorodendron subsalsum umtaufte, weil der erste Name bereits für eine andere Form vergeben ist, mag den Typus dieser Gruppe abgeben (Fig. 86, *1*).

Chlorodendron erinnert entfernt an Dinobryon und seine Verwandten (S. 12). Verzweigte hyaline Stiele, welche durch Querwände gekammert sind, beherbergen an ihrem Ende lebende Zellen. Diese können in Form von Schwärmern ausschlüpfen, welche vier Geißeln am abgeflachten Vorderende (Fig. 86, *2*) tragen. Ein großer Augenfleck (*a*) sitzt in ruhenden wie in beweglichen Zellen dem Chromatophor auf; dieses ist band- oder wohl meist becherförmig, dabei netzförmig durchbrochen; es produziert Stärke und ist rein grün oder schwach bläulich.

Die Schwärmer heften sich nach einiger Zeit der Bewegung mit dem Vorderende fest und umgeben sich mit einer ziemlich dünnen, aber elastischen Membran, welche zwar keine Zellulosereaktion gibt, aber doch wohl diesem Körper

nahe steht. Nun wächst die Zelle in die Länge; dabei bleibt das Plasma stets am oberen Ende derselben, das untere ist völlig durchsichtig und leer (Fig. 86, *3*). Ist dieser Prozeß hinreichend vorgeschritten, dann wird die leere Hälfte durch eine nach unten gebogene Wand abgeschnitten (Fig. 86, *4*). Der Vorgang kann sich mehrfach wiederholen, dadurch entsteht dann ein längerer Faden; es kommt aber auch häufig vor, daß rasch hintereinander Querwände gebildet werden, welche dann nahe beisammen liegen (Fig. 86, *5*, *1*).

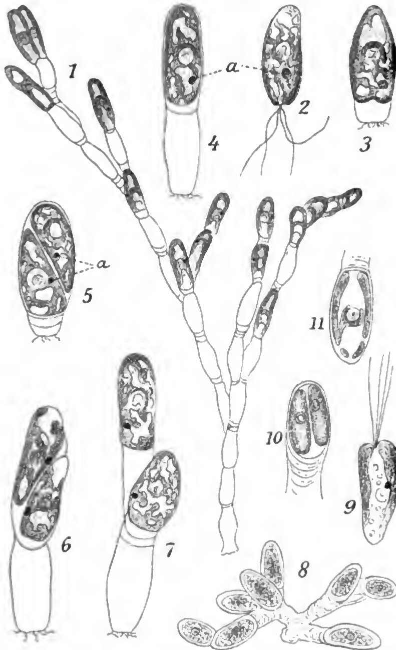


Fig. 86. *1—7 Chlorodendron subsalsum* n. DAVIS. Habitus, Schwärmerbildung und Verzweigung der Kolonie. *8—11 Prasinocladus* n. KUCKUCK.

Die Verzweigung eines Fadens beginnt mit der Teilung einer grünen Endzelle, die Teilungswand ist nach DAVIS schräg gerichtet (Fig. 86, *5*). Die Tochterzellen wachsen dann jede einzeln auf farbloser Basis aus, wie aus Fig. 86, *6*, *7* leicht ersichtlich.

Irgendwelche anderen Fortpflanzungsmodi sind nicht bekannt.

Die Zellen erinnern lebhaft an Polyblepharis und Verwandte, und der Umstand, daß die Zellen sich der Länge nach teilen, sowie das ständige Vorhandensein eines Augenfleckes auch in den ruhenden Zellen läßt sehr deutlich auf „eingesperrte“ Flagellaten schließen, welche hier wie in so vielen anderen Fällen mit dem Vorderende nach abwärts gekehrt erscheinen.

An diese Form dürfte es zulässig sein, den Prasinocladus anzuschließen, welchen KUCKUCK bei Helgoland entdeckte.

Auch hier sitzen grüne Zellen, mit dem Vorderende abwärts gekehrt, auf verzweigten Stielen. Dieselben bestehen hier allerdings aus Gallertmassen (Fig. 86, *8*) und erinnern so an Hydrurus, speziell auch in der Längsteilung, durch welche (Fig. 86, *10*) die „Verzweigung“ eingeleitet wird.

Jede Endzelle eines Zweigleins kann die Hülle verlassen und sich völlig membranlos mit vier Geißeln, welche am etwas eingedrückten Vorderende inseriert sind, längere Zeit bewegen. Das Chromatophor ist wohl eine durchbrochene Platte, welche dadurch auffällt, daß sie nach innen zu einen Arm entsendet (Fig. 86, *11*), welcher vielleicht ein Pyrenoid trägt.

Besondere Fortpflanzungsorgane sind unbekannt.

Zu den soeben erwähnten Formen gehört vielleicht noch Ecballocystis pulvinata Bohlin, aus Brasilien.

Ein Seitenstück zu diesen Gattungen bilden die Euglenaceen: Colacium calvum, C. arbuscula Stein usw., auch sie sitzen mit dem Mundende nach unten gekehrt. Daraus ergibt sich, daß Koloniebildungen der skizzierten Art in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten können und deshalb darf man in unserem Fall kaum eine besondere Gruppe schaffen, man trennt ja auch das Dinobryon nicht von seinen Verwandten.

3. Chlamydomonadaceae.

Die Chlamydomonaden unterscheiden sich von den Polyblephariden im wesentlichen durch die Sexualität und durch den Besitz einer festen Membran, welche metabolische Formveränderungen nach Art der Euglenen usw. ausschließt und nur Lagenveränderungen im Innern zuläßt; letztere freilich sind häufig recht bedeutend.

Wir trennen mit BÜTSCHLI, DANGEARD u. a. die Gruppe von den Volvocaceen, zählen aber die farblosen Polytomeen hinzu. FRANZÉ trennte sie noch von den Chlamydomonaden, allein durch die neueren Beobachtungen über die Teilung gewisser Chlamydomonas-Arten scheinen mir die Differenzen beseitigt, welche FRANZÉ seinerzeit für die Trennung maßgebend erachtete.

Was wir heute von den Chlamydomonaden wissen, gründet sich im wesentlichen auf eine besonders sorgfältige Arbeit von COHN, ferner auf die nachfolgenden Untersuchungen von ROSTAFINSKI, BLOCHMANN, KLEBS, FRANZÉ, GOROSCHANKIN, DILL, DANGEARD und WILLE. Besonders wichtig scheinen mir die erwähnten Arbeiten von GOROSCHANKIN und DILL zu sein, weil in ihnen zuerst neben dem Studium der Entwickelungsgeschichte auch eine saubere Trennung der Arten auf Grund des Zellenbaues vorgenommen wurde.

Die Zellen der Chlamydomonaden, welche fast stets frei leben, haben bei Chlamydomonas und Carteria eine kurz- oder langovale Form (Fig. 88). Erstere Gattung hat zwei, die letztere vier Geißeln. Hieran reiht sich die

völlig farblose Gattung Polytoma (SCHNEIDER, FRANZÉ, KRASSILSTSCHIK u. a), deren Arten man event. sogar unter die Gattung Chlamydomonas aufnehmen könnte, dann folgt Chlorogonium mit spindelförmigem Körper und zwei Cilien, auch sie besitzt nach KLEBS eine farblose Form. Endlich ist zu nennen Haematococcus (Sphaerella). Die Zellen sind durch Haematochrom vielfach rot gefärbt, haben zwei Geißeln und fallen besonders dadurch auf, daß der Zellinhalt von der äußeren Wand weit absteht (Fig. 87).

Hierher gehört Haematococcus pluvialis, die berühmte oft sehr schnell erscheinende Regenalge und nach manchen Autoren H. nivalis, die rote Schneealge. Letztere freilich möchte WILLE zur Chlamydomonas versetzen.

Anzuschließen ist Chlamydoblepharis Franzé, kurz gesagt eine farblose Sphaerella mit oft sehr derber äußerer Membran.

Diese letzteren sowie die vorerwähnten farblosen Formen leben in faulenden Flüssigkeiten usw., also saprophytisch. Ihre Unterbringung unter grünen Formen kann nicht befremden, denn nicht bloß bei Euglenen, sondern auch bei Diatomeen usw. treten ja farblose Arten auf.

Von anderen Gattungen sei noch BOHLIN's Brachiomonas erwähnt, ausgezeichnet durch armartige Fortsätze am Vorderende. Ob LAUTERBORN's Mesostigma sich anschließt, bleibt abzuwarten.

Den Chlamydomonaden zurechnen muß man wohl auch BORZI's Physocytium, das sich mit feinen Fäden am Substrat festheftet, und Chlorangium Stein (Colacium Ehrenbg. z. T.). CIENKOWSKI studierte diese Form, STEIN bildete sie ab. Zellbau und Fortpflanzung stimmen mit denjenigen bei Chlamydomonas überein, verzweigte Gallertstiele aber werden etwa so wie bei Prasinocladus entwickelt.

Der Zellinhalt beherbergt zunächst in den typischen durch Chlamydomonas vertretenen Fällen ein großes Chromatophor von der Form eines Bechers oder Kruges, dessen Boden ungemein dick ist (Fig. 88, *1*). Die Öffnung des Kruges ist dem Vorderende zugekehrt, der Boden schließt ein großes Pyrenoid (*py*) ein. Abweichungen kommen vor infolge Durchbrechung oder Zerschlitzung der Becherwandung. SCHMIDLE z. B. schildert u. a. für seine Chlam. Kleinii die Zerspaltung des Chromatophors in zahlreiche Längsstreifen (angedeutet in Fig. 87, *3*); diese alle aber hängen am Hinterende der Zelle zusammen und gestatten so mit Leichtigkeit die Zurückführung auf die Krugform. Das gilt auch für andere hier nicht erwähnte Fälle. *Zellinhalt.*

Die Zahl der Pyrenoide wird in manchen Fällen vermehrt, und wir finden u. a. bei Chl. longistigma deren zwei, welche einander gegenüber in der mittleren Region des Chromatophorbechers liegen. Auch Chl. grandis Stein hat zwei Pyrenoide, eins am Vorder-, eins am Hinterende der Zelle.

Durch geeignete Ernährung wird die Zahl der Pyrenoide vermehrt, auch treten Gestaltsänderungen der Chlorophyllkörper ein, welche jedoch alle leicht auf den Bechertypus zurückzuführen sind.

Gewisse Formen, welche zum Teil früher unter dem Namen Chlamydomonas gingen, haben zwar das Becherchromatophor, aber sie entbehren des Pyrenoides. Alle diese hat WILLE neuerdings ganz zweckmäßig in die Gattung Chloromonas zusammengebracht. Hierher gehört z. B. Chlorom. reticulata (GOROSCH.) WILLE (Fig. 87, *2*).

Bei Haematococcus Bütschlii (Fig. 87, *1*) vermißte BLOCHMANN das Chromatophor, obwohl Grünfärbung vorliegt. Dasselbe ist indes, wie SCHMIDLE zeigte, vorhanden, nur erweist es sich als äußerst empfindlich.

Es liegt mantelartig an der Stelle, wo die pseudopodienartigen Plasmafortsätze in den eigentlichen Zellleib übergehen. Bei der erwähnten Art hat das Chromatophor zwei Pyrenoide.

Chlorogonium (in dem ihm von SCHMIDLE gegebenen Umfange) hat ein in der Mitte verdicktes Plattenchromatophor, das einer Längsseite der Zelle angelagert ist. Leukoplasten oder deren Homologa sind bei Polytoma und Chlamydoblepharis nicht nachgewiesen. Trotzdem besitzen diese farblosen Formen oft große Stärkemengen, und FRANZÉ gibt an, daß sich die Stärkekörner „teilen" — sollte das doch auf die Anwesenheit von Leukoplasten zurückzuführen sein?

Die grünen Chlamydomonaden produzieren reichlich Stärke um die Pyrenoide, und außerdem tritt dies Kohlehydrat nicht selten ausgiebig im Stroma auf. Bemerkenswert ist, daß nach KLEBS die Pyrenoidstärke gerade bei der Teilung meistens verbraucht wird.

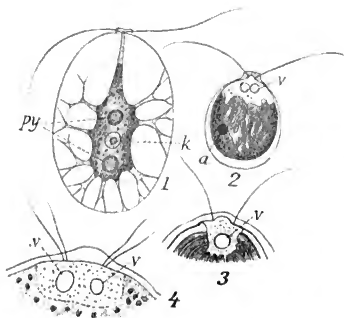


Fig. 87. *1 Haematococcus Bütschlii* n. BLOCHMANN. *2 Chloromonas reticulata* (Gor.) Wille n. GOROSCHANKIN. *3 Chlamydomonas grandis* Stein n. DILL. *4 Carteria multifilis* Fres. desgl. *k* Kern. *py* Pyrenoid. *v* Vakuole. *a* Augenfleck.

Der Kern liegt im Zentrum der Zelle; mit Vorliebe sucht er die Mitte des Chromatophorbechers auf. Seine Teilungen vollziehen sich nach DANGEARD und PROVAZEK in der üblichen Weise durch Mitose; ausnahmsweise fand der erstgenannte Autor Amitose bei Chlorogonium. In der Zellmitte sammelt sich besonders bei Haematococcus reichlich Hämatochrom, das an seiner schwarzblauen Färbung bei Jod- oder Säurezusatz leicht erkannt und, wie schon COHN zeigte, mit demjenigen der Chroolepiden identifiziert wird. Besonders in den stark besonnten Ruhezellen tritt das Hämatochrom so reichlich auf, daß die ganzen Massen makroskopisch als ein rotes Pulver erscheinen.

Am hellen Vorderende der Zelle liegen meist zwei kontraktile Vakuolen ganz symmetrisch (Fig. 87, 88). Sie pulsieren abwechselnd, das ist oft leicht zu sehen.

Geißeln. Nicht weit von ihnen entspringen die Geißeln, und zwar sieht man meistens die Spitze der Zelle durch eine verschieden breite Membranwarze ausgezeichnet. Diese Warze wird von zwei oder vier Kanälen, je nach der Geißelzahl (Fig. 87, *2*, *3*, *4*; 88, *1*), schräg durchsetzt. Für Haematococcus Bütschlii (Fig. 87, *1*) schilderte BLOCHMANN besondere Austrittröhren, nachdem schon COHN bei H. pluvialis Andeutungen von Kanälchen ähnlicher Art gesehen hatte.

Die Geißeln bestehen wie immer aus hyaliner Plasmamasse; sie sind mit ihrer Basis innerhalb der Membran auf stark färbbaren Knöpfchen inseriert,

die DANGEARD, wenigstens für Polytoma, als Blepharoplasten anspricht. Von letzteren aus soll ein färbbarer Fortsatz sich bis an den Kern erstrecken.

Bei den meisten Gattungen und Arten ist auch ein Augenfleck vorhanden, welcher den Chromatophoren außen aufliegt und nur noch durch eine dünne Plasmaschicht von der Wand getrennt ist. Im Gegensatz zu manchen anderen Algen- und Flagellatenformen liegen die Stigmata der Chlamydomonaden oft von der Geißelbasis weit entfernt und werden bis gegen die Zellmitte hin verschoben (Fig. 87, 88). *Augenfleck.*

Die Augenflecke sind bald gerundet, bald langgestreckt, gekrümmt usw., sie zeigen nach FRANZÉ's Angaben eine plasmatische Grundlage, in welche farbige Körnchen (den Reaktionen nach Hämatochrom) eingelagert sind. In Verbindung mit dem Ganzen steht nach FRANZÉ ein gerundeter Körper, der sich mit Jod bläut, also wohl Stärke darstellt. Er bezeichnet ihn als Linsenkörper und meint auch, daß er diesem ähnlich funktioniere, doch ist das nicht erwiesen.

Die Wandung der Chlamydomonaden schien nach älteren Angaben von COHN u. a. aus Zellulose zu bestehen. Allein die neueren Beobachter fanden eine entsprechende Reaktion an den vegetativen Zellen nicht; dagegen gab die Zygotenmembran von Haematococcus Bütschlii in BLOCHMANN's Untersuchungen einen deutlichen Ausschlag mit den bekannten Zellulosereagentien, und auch GOROSCHANKIN sah Blaufärbung an der Hülle, welche die in Kopulation befindlichen Gameten von Chlam. Braunii umkleidet; doch war dieselbe nur auf gewissen Entwickelungsstufen sichtbar. Daraus kann man vielleicht den Schluß ziehen, daß die älteren Membranen mit Substanzen imprägniert sind, welche die reine Zellulose verdecken. *Zellwand.*

Das oben erwähnte Wärzchen an der Spitze besteht vielleicht aus anderer Substanz, denn es färbt sich nach DILL im Gegensatz zur übrigen Membran mit Methylenblau nicht.

Die mehr oder weniger dicke Zellwand pflegt in den Gattungen Chlamydomonas, Carteria usw. dem Plasma dicht aufzuliegen, nur gelegentlich wird ein mäßig breiter Zwischenraum wahrgenommen. Bei Haematococcus (Sphaerella) aber und Chlamydoblepharis ist, wie bereits oben angedeutet, der Plasmakörper von der Außenwand durch eine sehr helle, breite Zone getrennt. Er sendet bei der erstgenannten Gattung Fortsätze von verschiedenster Form (Fig. 87, *1*) bis an die Peripherie vor; diese Pseudopodien zu nennen, wie es z. B. WILLE tut, scheint mir nicht notwendig zu sein, ich würde sie lieber als den Inhalt von verzweigten Tüpfeln ansehen; denn auf Grund der von ARTHUR MEYER an Volvox gemachten Erfahrungen darf man doch wohl annehmen, daß die äußerste Schicht der Chlamydomonasmembran cuticula-ähnlich fest bleibt, während die inneren Lagen stark (event. fast bis zur Wasserkonsistenz) aufquellen. Dabei würden dann Tüpfel ausgespart werden, die ohnehin wohl für die Ernährung nötig sind.

Für Chlamydoblepharis darf man vielleicht auch eine Quellung der inneren Membranschichten annehmen. FRANZÉ gibt aber Fortsätze des Plasmaleibes nicht an, während er Poren und Öffnungen in der äußeren, mannigfach gezeichneten Membran schildert, die bisweilen recht groß sind. Eine Nachuntersuchung wäre wohl erwünscht.

Die soeben beschriebenen Zellen der Chlamydomonaden betrachten wir mit zahlreichen Forschern als die normalen vegetativen Zellen dieser Pflanzengruppe, die demnach vollkommen gleichwertig sind mit denjenigen einer Diatomee, Desmidiacee oder auch einer Fadenzelle von Spirogyra, Ulothrix usw. Der Umstand, daß sie beweglich sind, tut gar nichts zur *Zoosporen.*

Sache, und deswegen vermag ich DANGEARD, WILLE u. a. auch nicht beizustimmen, wenn sie diese Normalzelle als Zoospore bezeichnen. Die Sache liegt vielmehr für mich so: die in Rede stehenden Zellen bilden erst die Zoosporen in Mehrzahl (2—8).

Der fragliche Prozeß erfolgt durch Teilung des Zellinhaltes, und zwar ist bei allen Carteria- und Chloromonas-, bei gewissen Chlamydomonas-Arten (gigantea, angulosa usw.) eine Längsteilung wahrzunehmen. Dieser geht (DANGEARD) normale Kernteilung voraus, das Pyrenoid verdoppelt sich (Fig. 88, *2*) und die Geißeln werden abgeworfen. Jetzt macht sich (Fig. 88, *3*) am Vorder- und Hinterende eine Einschnürung bemerkbar, die, immer weiter vorschreitend, eine Trennung des ganzen Plasmainhaltes in zwei Portionen herbeiführt und dabei natürlich auch das Chromatophor längs zerlegt. Diese Längsteilung pflegt sich noch einmal zu wiederholen,

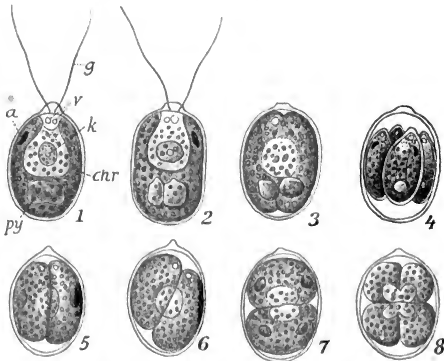


Fig. 88 n. DILL. *1—4 Chlamydomonas angulosa* Dill. *5—8 Chlamydomonas longistigma* Dill. Teilungsstufen. *g* Geißeln. *v* Vakuolen. *k* Kern. *chr* Chromatophoren. *py* Pyrenoid.

sodaß für die hier nach DILL abgebildete und beschriebene Art vier Tochterzellen resultieren. Anfangs gegeneinander gepreßt, runden sie sich später ab (Fig. 88, *4*), ergänzen ihr Chromatophor und erhalten zuletzt Augenfleck und Geißeln, um dann die Wandung der Mutterzelle zu verlassen. Mag auch die Zahl der erzeugten Tochterzellen meistens vier betragen, so schwankt sie doch hier wie bei den meisten anderen Arten je nach den Ernährungsverhältnissen zwischen zwei und acht, letztere Zahl dürfte nur ausnahmsweise überschritten werden.

Besonders interessant bezüglich ihres Verhaltens bei der Teilung ist nun Chlamydomonas longistigma Dill. Hier wird auch zunächst eine Längsteilung begonnen (Fig. 88, *5*), aber noch ehe die Plasmamasse in zwei Zellen zerfallen ist, dreht sie sich mit allen Einschlüssen in zirka 30 bis 40 Minuten um 90° (Fig. 88, *6*, *7*). Die Einschnürung steht nunmehr quer, und in dieser Lage erst wird die Teilung vollendet. Es folgt dann ein weiterer Teilungsschritt senkrecht zur ersten Richtung (Fig. 88, *8*).

Scheinbar ganz abweichend von diesem Modus der Entwickelung liegt nun bei Chlamydomonas Reinhardi Gor., Chl. grandis Stein, Chl. media Klebs usw., sowie bei Chlorogonium und Polytoma die erste Teilungsebene von Anfang an senkrecht zur Längsachse der Zelle. Die zweite Teilung erfolgt in etwas verschiedener Weise; mit besonderer Vorliebe, aber keineswegs immer, schieben sich die beiden erstgebildeten Zellen in der Richtung der Längsachse nebeneinander (als ob Fig. 88, *6* auf *7* folgte), die erste Trennungswand kommt dann entsprechend schräg zu stehen und nun erst folgt der weitere Teilungsschritt, der annähernd eine Längsteilung darstellt, er würde in Fig. 88, *6* in die Ebene des Papiers fallen.

In allen Fällen verschieben sich die neugebildeten Zellen so, daß sie nebeneinander, parallel zur längsten Mutterzellachse zu liegen kommen, also auch so wie in Fig. 88, *4*.

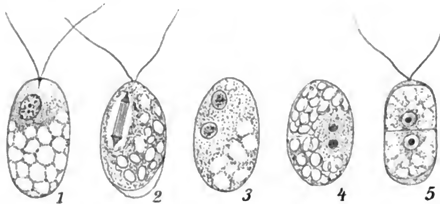


Fig. 89 n. Dangeard. *Polytoma uvella*. Teilung einer Zelle.

Für Polytoma hat nun besonders Bütschli betont, daß die Querteilung nur eine scheinbare sei, es handle sich um eine modifizierte Längsteilung, und Dangeard's Untersuchungen bestätigen denn auch, daß dem so sei. Der ganze Unterschied von Chlam. longistigma (Fig. 88, *5*, *6*) besteht darin, daß der Zellinhalt bei dieser verrutscht, nachdem bereits die Wandbildung begonnen hat, während bei Polytoma die Wand erst dann entsteht, wenn die Verschiebung beendet ist. In den Zellen der Polytoma liegt der Kern normalerweise ziemlich genau in der Mitte. Beginnt die Teilung, so wandert er, umgeben von dichterem Plasma, gegen die Spitze (Fig. 89, *1*); hier teilt er sich derart, daß die Spindel schräg einseitig zu liegen kommt (Fig. 89, *2*). Die Tochterkerne haben anfangs die entsprechende Lage (Fig. 89, *3*), später aber wandern sie mit zugehörigem Plasma mehr in die Zellmitte (Fig. 89, *4*) und schließlich tritt zwischen ihnen die Querwand auf. Provazek bestätigt im wesentlichen Dangeard's Angaben, er findet noch dazu, daß die junge Querwandanlage bisweilen anfänglich schräg steht, um erst später eine völlig quere Stellung anzunehmen.

Die Querteilung farbiger Chlamydomonas-Arten muß man zweifellos im gleichen Sinne verstehen, wenn auch direkte Nachweise nicht vorhanden sind. Dafür spricht eine Angabe von Klebs, wonach bei Chl. media die pulsierenden Vakuolen vor der Teilung seitlich bemerkt werden, und ferner die Überlegung, daß die Chromatophoren doch symmetrisch geteilt zu werden pflegen. Läge hier eine echte Querteilung vor, so müßte ja die eine Tochterzelle den Boden, die andere den Rand des Bechers erhalten.

Bei Chlorogonium ist in der Entwickelung der einzelnen Zelle nichts beobachtet, was auf eine Verschiebung im obigen Sinne hindeuten könnte. Hier ist eben das Chromatophor schon von Anfang an seitlich gestellt, der Kern liegt entsprechend und so erscheint die Querteilung naturgemäß vorbereitet. Man wird danach Chlorogonium als eine abgeleitete Form ansehen dürfen, bei welcher die Querteilung erblich geworden ist. Dasselbe gilt wohl auch für Haematococcus, bei welchem Positionsänderungen des Protoplasten schon durch die „Pseudopodien“ ausgeschlossen sind. Die erste Teilungsebene steht bei dieser Gattung „quer“, die zweite „längs“. Erst nach Vollendung des zweiten Teilungsschrittes runden sich die Tochterzellen ab, indem sie die Plasmafortsätze einziehen und sich dann vollends zu Schwärmern umgestalten.

Für manche Algenfamilien (z. B. Oedogonien) läßt sich nachweisen, daß die Längsachse der Schwärmer zu derjenigen der Mutterzelle in bestimmter Beziehung steht und mit ihr sehr häufig einen Winkel von 90° bildet. Bei den Chlamydomonaden trifft das aber kaum zu. In einigen Fällen liegen die Pole der Tochterzellen denjenigen der Mutterzelle konform (Längsteilungen), in anderen ist das unsicher und in wieder anderen ist evident, daß solches nicht zutrifft, denn Blochmann zeigt, daß eine der Tochterzellen von Haematococcus Bütschlii ihre Geißeln in einer Region entwickelt, welche dem Hinterende der Mutterzelle entspricht, und Francé wie Dangeard weisen nach, daß bei Polytoma ebenfalls die Pole der jungen Schwärmer oft gerade entgegengesetzt liegen.

Es wurde schon angedeutet, daß die Teilung der Chlamydomonas- und Carteria-Arten sich meistens in der Ruhe vollzieht, nachdem die Geißeln abgeworfen wurden. Bei Haematococcus aber, sowie bei Polytoma und Chlamydoblepharis funktionieren nach Cohn, Blochmann u. a. die Cilien bis zu dem Moment, in welchem „Sprößlinge“ die Membran der Mutterzelle verlassen.

Die Cilien stehen demnach schon lange bevor ihre Bewegung aufhört nicht mehr im Kontakt mit dem Zellleib, welcher die Tochter bildet. Das Fortdauern der Bewegung glaubt Francé aus dem Umstande erklären zu können, daß noch ein Plasmarest (mit dem Blepharoplasten) an der Basis der Cilien übrig bleibt. Vielleicht wird aber auch, in Übereinstimmung mit anderen Algen, außerdem eine plasmatische Hautschicht der Mutterzelle bei der Bildung der Schwärmer ausgeschaltet.

Aus solchen Befunden aber ergibt sich von selber, daß die Geißeln der jungen Zellen, die sich ziemlich spät entwickeln, von denjenigen der alten völlig unabhängig entstehen, im Gegensatz zu den Polyblepharideen, welche nur eine Ergänzung der Cilien vornehmen. Sicher werden auch die Augenflecke, wahrscheinlich die Vakuolen, neu gebildet.

Die Zoosporen, welche durch Zerreißen der Mutterwand frei zu werden pflegen, haben bereits im wesentlichen den Bau der Mutterzelle, alle Einschlüsse des Plasmas sind bereits in normaler Gestalt gegeben; sie brauchen also nur noch ein Stück zu wachsen, um zu vegetativen Schwärmzellen zu werden.

Palmellen. Unter besonderen Bedingungen — Kultur in Nährlösung, Kultur auf festem und halbfestem Substrat usw. —, aber gelegentlich auch ohne einen nachweisbaren Grund gehen mehrere Chlamydomonas-Arten in einen Palmella-ähnlichen Zustand über. Die Zellen teilen sich dann nach den für die Spezies vorgeschriebenen Regeln, werden aber nicht beweglich, sondern die äußersten Membranschichten verquellen. Durch wiederholte Teilungen einerseits, durch Persistieren der Gallerthüllen andererseits kommen dann

ineinandergeschachtelte Zellhüllen usw. zustande, wie das bei Goroschankin's Chl. Braunii besonders deutlich ist (Fig. 90, 4—6). Solche „Gloeocystisformen" beschrieb schon Cienkowski und sie tauchen auch später in der Literatur, z. T. freilich am falschen Platz, wieder auf. Richtig ist aber zweifellos, daß Dill's Chlamydomonas gloeocystiformis und Artari's Chl. apiocystiformis hierher gehören. Indem letztere Form sich mit einem Gallertstiel festsetzt und sich dann teilt, erinnert sie tatsächlich lebhaft an Apiocystis und deutet einen Übergang zu den später zu besprechenden Tetrasporeen an, der in noch höherem Maße durch Chl. Kleinii Schmidle

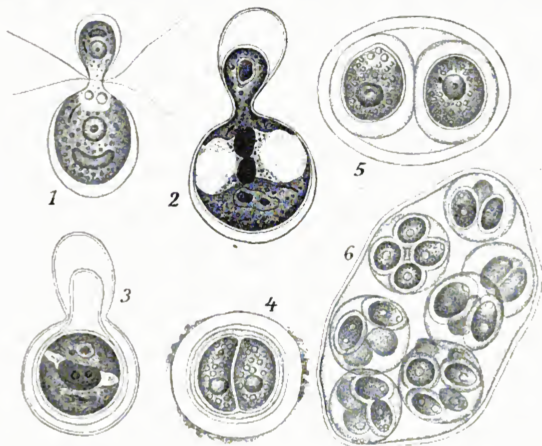


Fig. 90 n. Goroschankin. *Chlamydomonas Braunii* Gor. *1—3* Kopulation der Gameten. *4—6* Palmelloide Stadien.

vermittelt wird; diese bringt im Freien den größten Teil ihres Lebens im unbeweglichen Zustande zu. Schmidle fand sie als wallnußgroße „Palmellen" in Brunnen des Schwarzwaldes. Die Einzelzellen, welche meistens keine Cilien mehr besitzen, hängen nur lose durch eine „dünnflüssige" Gallerte zusammen, sie lösen sich event. schon durch starke Wasserbewegung auseinander.

Die Gallertmassen umhüllen in gewissen Fällen auch die Geißeln. Letztere sind dann noch beweglich und erinnern so entfernt an Chromulina mucicola.

Einen Übergang in etwas anderer Richtung liefert vielleicht auch Chodat's Chlamydomonas intermedia — Richtigkeit der Beobachtungen vorausgesetzt. Nach genanntem Autor bildet diese Spezies durch eine Teilung, ähnlich der bei Pleurococcus, zeitweilig Scheibchen von circa 16 Zellen. Jede einzelne der letzteren kann aus der Membran ausschlüpfen. Auch sonst soll die genannte Art recht polymorph sein — ich verweise auf Chodat.

Dauerzellen. Erinnern alle diese Vorkommnisse an die Tetrasporeen usw., so klingt die Bildung von Dauerzellen bei Chl. gigantea Dill an die Flagellaten an. Die Zellen können ihre Membran unter metabolischen Bewegungen verlassen, sich abrunden und nach Ausscheidung einer derben Haut perennieren. Ähnliches beobachtete GAY bei Chl. tingens, die vielleicht mit Chl. Reinhardii Dang. identisch ist. Doch sind im letzteren Falle die Beobachtungen über die Keimung nicht ganz vollständig.

Gameten. Die Sexualzellen der Chlamydomonaden, die hier wie überall den Namen Gameten führen, sind bisweilen von den Zoosporen kaum unterscheidbar, häufig aber sind sie auch erheblich kleiner, und dann pflegt das Becherchromatophor überzugehen in ein mehr plattenförmiges Gebilde, das mit mäßiger Krümmung einseitig im Hinterende liegt. Damit wird dann die Form von Sexualzellen erlangt, die uns noch bei den verschiedensten Chlorophyceen wieder begegnen wird, bei Ulothrix, Bryopsis usw.

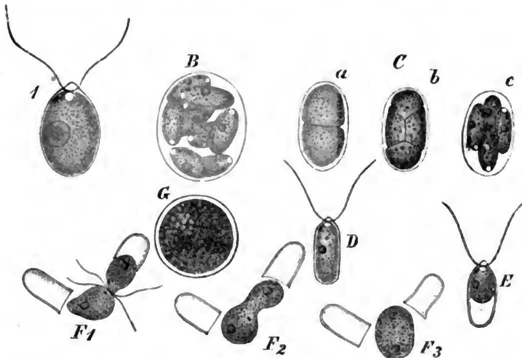


Fig. 91. *Chlamydomonas media* n. KLEBS. *A* vegetative Zelle. *B* Bildung von acht Zellen. *C* Bildung von vier Zellen. *D* Gamet. *E* Plasmakörper desselben kontrahiert. *F* verschiedene Kopulationsstufen. *G* Hypnozygote.

Solche Gameten entstehen im wesentlichen so wie die vorbeschriebenen Zoosporen; dort, wo sie relativ klein werden, müssen natürlich die Teilungen in der Mutterzelle vermehrt sein, und das geht tatsächlich oft so weit, daß sich 64 Tochterzellen entwickeln.

Diejenigen Chlamydomonaden nun, welche Querteilungen der vegetativen Zellen ausführen (Chl. Reinhardii, grandis usw., auch Haematococcus, Polytoma [Franzé]), pflegen, darauf wies DILL hin, nackte Gameten zu produzieren, und diese kopulieren dann in der vorschriftsmäßigen Weise, wie in jedem Lehrbuch steht (vgl. Kap. Fortpflanzung). Sie legen sich mit den Vorderenden aneinander und vereinigen sich entweder Seite an Seite oder mit den Mundenden.

Die Gameten der Carterien, Chloromonaden und Chlamydomonaden, bei welchen die Zellen Längsteilungen ausführen (Chl. gigantea, longistigma, media usw.), sind im Gegensatze zu den vorerwähnten mit einer

festen, mehr oder weniger derben Membran umgeben, die zum mindesten partiell beseitigt werden muß, wenn die Kopulation Platz greifen soll.

Bei Chlam. media Klebs (Fig. 91) zieht sich der Plasmainhalt am Hinterende von der Gametenmembran zurück (Fig. 91, *E*), dann wird die Wand am Vorderende aufgelöst und die Gameten schlüpfen nackt, aber noch mit Cilien begabt, heraus, um sich zu vereinigen (Fig. 91, *F*). Durch allerlei kleine Übergänge mit diesem verbunden ist ein anderer Fall (Fig. 90), in welchem sich die noch behäuteten Gameten mit dem Vorderende aneinander legen. Sie lösen dann an der Verbindungsstelle die Membran auf und der Inhalt der einen Zelle schlüpft in die andere hinüber (Fig. 90, *2*, *3*). Unter Vereinigung der Kerne kontrahiert sich die ganze Zygote und umgibt sich mit einer neuen Membran, welche von der alten völlig unabhängig ist.

Der letztbeschriebene Fall weist außerordentlich viele Anklänge an die Vorgänge bei den Conjugaten auf und ist weiter dadurch bemerkenswert, daß ein Unterschied in der Größe der Gameten nachweisbar ist, man kann eine männliche und eine weibliche Zelle sehr deutlich unterscheiden. Die Mutterzellen der männlichen Gameten teilen sich einige Male mehr als die der weiblichen.

In allen Fällen umgibt sich später die Zygote mit einer derben Membran, speichert Reservestoffe und produziert vielfach große Mengen von Haematochrom, jenem „Öl", das sich mit Säuren usw. schwarzblau färbt. Vermutlich auf Grund des Haematochromgehaltes können die Hypnozygoten der Chlamydomonaden zum mindesten einige Jahre Trockenheit überstehen. Sie bilden vielfach ein rotes Pulver, aus welchem bei Benetzung neue schwärmende Zellen sehr rasch hervorgehen. Darauf beruht das blitzschnelle Auftreten des Haematococcus in Regenpfützen usw.

Die Keimung der Zygoten ist recht einfach. Die roten Zellen ergrünen, der Inhalt teilt sich wie derjenige vegetativer Zellen, und schließlich schlüpfen bewegliche Zellen aus der gesprengten Membran aus.

Für die Bildung von Gameten ist nach Klebs Licht vonnöten und außerdem Hemmung der vegetativen Vermehrung resp. des Wachstums, die u. a. durch Übertragung der Zellen aus Nährlösungen in reines Wasser herbeigeführt werden kann.

Klebs erzielte auch Parthenogenesis, indem er u. a. die Gameten von Chl. media in Nährlösung versetzte. Der Plasmakörper der einzelnen Gameten umgab sich dann mit einer neuen Membran innerhalb der alten und ging darauf sehr bald Teilung ein, die zu vegetativen Zellen zurückführte.

Ob bei Polytoma, dessen Gameten nach Dangeard normal kopulieren, Parthenogenesis vorkommt, oder ob die Autoren, welche von solchen reden, Zoosporen und Gameten nicht richtig unterschieden haben, vermag ich nicht ganz zu übersehen. Francé spricht von „fakultativer Kopulation".

4. Phacotaceae.

Diese Gruppe gleicht im innern Aufbau der Zellen und in den eigentlichen Teilungsvorgängen ganz den Chlamydomonaden, unterscheidet sich aber durch die Zellwand, welche derb ist und aus zwei Hälften besteht. Das tritt am deutlichsten bei Phacotus Perty hervor. Die zweiwimperigen Zellen sind

flach gedrückt, linsenförmig. Über die scharfe Kante der Linse (Fig. 92, *1*) verläuft eine Naht, in welcher die Ränder der uhrglasförmigen Wandhälften (Schalen) aufeinander stoßen. Die Ränder der Schalen sind etwas wulstförmig verbreitert. Die Wulste liegen aufeinander und bedingen den Zusammenhang. Ein Übereinandergreifen wie bei den Diatomeen oder Desmidiaceen findet nicht statt.

Die Geißeln treten am Vorderende durch Kanälchen in der Naht hervor. Das Plasma ist von den Schalen durch eine breite helle Zone getrennt wie bei Haematococcus.

Die Zellteilung verläuft wie bei Chlamydomonas. Sind vier, zunächst nackte Tochterzellen gebildet, so klappen die beiden Schalen auseinander (Fig. 92, *3*, *4*), die Tochterzellen bleiben aber noch durch Gallerte unsicherer Herkunft vereinigt, bis die jungen Zellen eine komplete Membran erhalten haben. Erst dann schwindet die Gallerte und die Mutterschalen werden abgestreift.

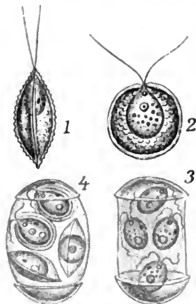


Fig. 92. *Phacotus* n. Stein. *1* Profil-, *2* Flächenansicht. *3*, *4* Zoosporenbildung.

Pteromonas (Seligo, Golenkin u. a.) ist flach zusammengedrückt und hat einen breiten, nicht selten mehr oder weniger verbogenen hellen Saum, der ebenfalls den vereinigten Rändern der Schalen entspricht. Golenkin vergleicht die letzteren nicht unzweckmäßig mit Arzneioblaten. Nach ihm haben diese Schalen vielleicht Kieselsäureeinlagerung.

Die Teilung verläuft wie bei Phacotus, einschließlich der Gallertmasse, welche die Schalenhälften sprengt.

Durch wiederholte Teilung werden bei Pteromonas nach Golenkin gleichgestaltete Gameten gebildet, welche normal kopulieren. Für Phacotus dagegen gibt Carter kleine männliche und im Verhältnis dazu recht große weibliche Gameten an. Die Sache würde sich also sehr den Verhältnissen bei Eudorina nähern. Doch bedarf die letztere Angabe wohl der Nachprüfung.

5. Volvocaceae.

Diese Familie unterscheidet sich von den Chlamydomonaden durch dauernde Vereinigung mehr oder weniger zahlreicher, zweiwimperiger Zellen zu einem Individuum, das meistens kugelförmig und immer andauernd beweglich ist. Die vegetative Vermehrung erfolgt durch Tochterindividuen, welche fast völlig ausgebildet die Mutterzelle verlassen. Die Sexualität steigt von der Isogamie zu einer ausgeprägten Oogamie empor.

Mag das Wort Kolonie oder Coenobium vielleicht noch auf die niederen Formen passen, die höheren sind Individuen genau so gut wie ein Ulothrixfaden oder eine Gastrula. Darauf haben Bütschli u. a. klar hingewiesen. Wir vermeiden deshalb hier den Ausdruck Kolonie tunlichst. Eine Erörterung darüber findet sich an anderer Stelle.

Die relativ einfachste Form ist Spondylomorum (Fig. 93). Sie besitzt den Habitus einer Brombeere oder einer Morusfrucht. 16 vierwimperige Zellen sind locker derart miteinander vereinigt, daß immer vier auf gleicher

Höhe stehen, gleichsam einen Wirtel bilden. An einer Art von Längsachse stehen dann vier alternierende Wirtel übereinander. Die Vermehrung erfolgt nach den Abbildungen Stein's und der zugehörigen Figurenerklärung dadurch, daß jede einzelne Zelle durch sukzessive Teilungen, von denen die erste eine Längsrichtung hat, in 16 neue zerlegt wird, welche zusammenhängend als neue Kolonie ausschlüpfen. Genaueres über die Teilungsmodalitäten ist nicht bekannt.

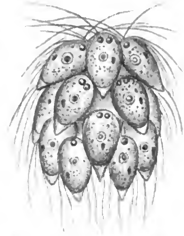


Fig. 93. *Spondylomorum* n. Stein.

Man kann wohl Spondylomorum als eine zusammengesetzte Carteria auffassen, dann wäre die von Cohn entdeckte Stephanosphaera (Fig. 94) ein kombinierter Haematococcus. Sie stellt eine kugelige Gallertmasse dar, welche nach außen durch eine etwas derbere Membran umgrenzt wird. Am Äquator der häufig etwas abgeflachten Kugel liegen acht grüne Zellen in peripherer Stellung; sie entsenden oben und unten, d. h. gegen die beiden Pole der Kugel, und auch seitwärts ziemlich zahlreiche Fortsätze (Fig. 94, *1*); diese fassen wir, wie bei Sphaerella, als die Ausfüllung verzweigter Tüpfelkanäle auf, welche die Gallerte bis zur festen Außenmembran durchsetzen. Von jeder Zelle gehen vorn, seitwärts (Fig. 94, *1c*) zwei Geißeln aus, welche die Gallerthülle mit Hilfe von zwei Poren durchsetzen. Nicht weit davon liegt ein Augenfleck. Die Ähnlichkeit mit Haematococcus wird erhöht durch die Pyrenoide, welche

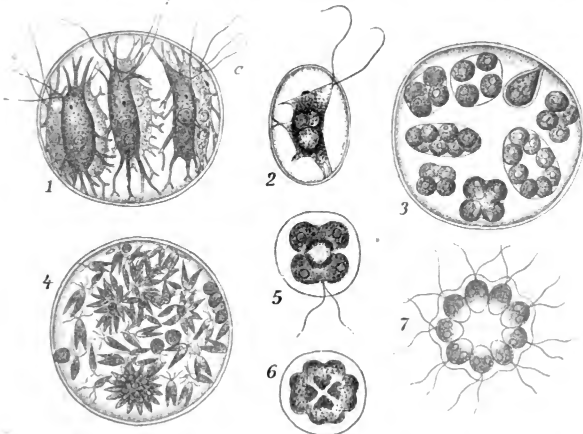


Fig. 94. *Stephanosphaera pluvialis* n. Hieronymus u. Cohn. *1* Coenobium von acht Zellen. *2* Einzelzelle. *3* Bildung neuer Coenobien. *4* Gametenbildung. *5—7* Zygotenkeimung.

häufig in Zweizahl in ähnlicher Lage wie bei jenen auftreten, allerdings auch nicht selten vermehrt und verschoben werden, und außerdem durch den Umstand, daß gelegentlich einzelne der Stephanosphaerazellen aus dem Verbande gelöst auftreten, welche den Haematococcen vollends ähnlich sind (Fig. 94, *2*).

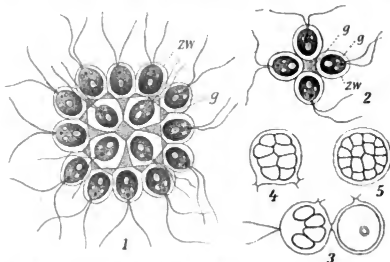


Fig. 95. *1 Gonium pectorale* n. Migula. *2 Gonium sociale* desgl. *3—5* Teilungsstufen von *G. pectorale* (Orig.). *g* Gallerte. *zw* Zellwand.

Nach den Angaben von Hieronymus beginnt die Vermehrung der Stephanosphaeren damit, daß die Zellen ihre pseudopodienähnlichen Fortsätze einziehen (Fig. 94, *3*), um sich dann durch eine Querwand, welcher je zwei Längswände folgen, in acht Zellen zu zerlegen. Die acht zunächst kugelförmigen Zellen ordnen sich zu einem Kranz (Fig. 94, *3*) und bilden dann unter Längsstreckung neue Fortsätze. Die Töchter werden natürlich durch Zerreißung der Muttermembran frei.

Der Teilungsmodus, wie ihn Hieronymus schildert, weicht von demjenigen der meisten Volvocaceen ab. Sollten erneute Untersuchungen die Angaben von Hieronymus bestätigen, wie das wahrscheinlich ist, so würde man vielleicht die Gattung und mit ihr vielleicht Stephanoon (Schewiakoff) in noch nähere Beziehungen zu den Haematococcen bringen müssen. Auch Spondylomorum steht vielleicht denjenigen Gattungen ziemlich fern, welche den Kern der Volvocaceen zweifellos ausmachen; das sind Gonium, Platydorina, Pandorina, Eudorina und Volvox.

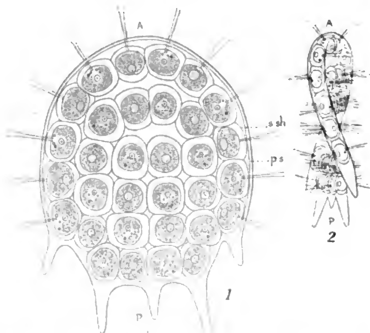


Fig. 96. *Platydorina* n. Kofoid. *1* von der Fläche, *2* von der Kante gesehen. *A* Vorder-, *P* Hinterende. *s.sh* Wand der Einzelzellen. *p.s* gemeinsame Gallerthülle.

Die Gonien (untersucht von Cohn, Warming, Migula, A. Braun u. a.) sind flach tafelförmig, vierseitig und bestehen aus vier (G. sociale) oder aus 16 Zellen (G. pectorale), welche, gerundet oder etwas eckig, an

nur wenigen Punkten zusammenstoßen, im übrigen aber farblose Räume zwischen sich lassen. Die Geißelpaare der Zellen sitzen alle auf einer Seite des Täfelchens und dementsprechend (Fig. 95, *2*) sind auch alle farblosen Vorderenden der Zellen gleich gerichtet.

Letzteres ist nach KOFOID anders bei der amerikanischen Platydorina. Hier liegen ebenfalls Täfelchen vor, aber die Spitzen der Einzelzellen sind abwechselnd nach der einen und der anderen Tafelseite gerichtet; die Geißeln liegen dann auch auf beiden Seiten, sodaß jede genau die Hälfte

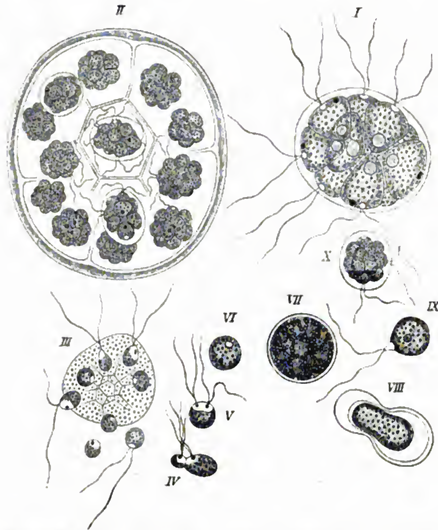


Fig. 97. *Pandorina Morum* n. PRINGSHEIM. *I* vegetative Familie. *II* Bildung von Tochterfamilien. *III* Ausschlüpfen der Gameten. *IV—VI* Kopulation derselben. *VII* Hypnozygote. *VIII, IX* Bildung eines Schwärmers aus derselben. *X* junge Familie, aus dem Schwärmer entstanden.

der Gesamtsumme führt. Die Platydorina-Tafeln sind schwach schraubig gebogen und zeigen dazu eine gerundete Vorder-, eine gezackte Hinterkante (Fig. 96). Danach leuchtet ein, daß die Bewegungen der beiden Gattungen ganz verschiedene sein müssen. Gonium rotiert unter schaukelnder Bewegung um eine auf der Platte senkrechte Achse, die Geißeln gehen voran. Platydorina geht mit der abgerundeten Kante voran und rotiert entsprechend der schraubigen Krümmung um eine in der Ebene der Platte gelegene Achse. Außerdem kommen ruckweise usw. Bewegungen vor, welche MIGULA schildert.

Die übrigen Genera der Volvocaceen sind annähernd kugelig, wir werden aber unten auf Grund der Entwickelungsgeschichte zeigen, daß sie auf Platten zurückgeführt werden müssen, welche sich oft erst spät zur Hohlkugel zusammenschließen. Damit ist aber ein oraler und aboraler Pol gegeben, und man muß von einer Längsachse reden. Ist solche auch an den voll erwachsenen Pflänzchen nicht immer mehr kenntlich, so ist sie doch auch häufig dadurch angedeutet, daß die Algen in dieser Längsachse ein wenig ei- bis birnförmig gestreckt sind.

Auch in der Bewegung gibt sich wenigstens bei Volvox die Polarität zu erkennen. Das Volvoxindividuum rotiert um seine Längsachse und schreitet gleichzeitig vorwärts, es schraubt sich gleichsam durch das Wasser. Dabei liegt nach KLEIN die Längsachse nicht genau horizontal, vielmehr

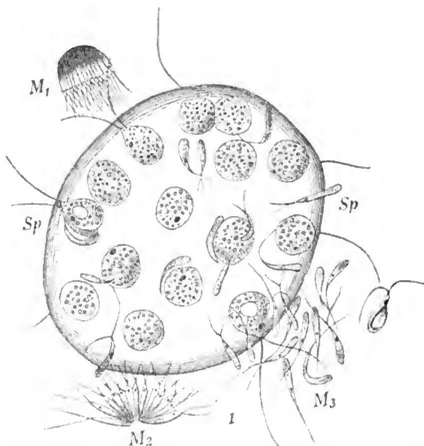


Fig. 98. *Eudorina elegans* n. GOEBEL. Weibliche Familie umgeben von Spermatozoiden. *Sp* Spermatozoiden. *M* Bündel von solchen.

ist das Vorderende etwas gehoben, ohne daß man diese Lage auf direkte Wirkungen des schwereren Hinterendes schieben könnte. Die Drehung erfolgt bei Volvox globator vorzugsweise nach links, doch setzt sie auch häufig in eine Rechtsdrehung um. Bei Volvox aureus wechselt die Drehungsrichtung unregelmäßig.

Eudorina und Pandorina verhalten sich wohl im wesentlichen ähnlich, doch ist das Vorderende hier so wenig kenntlich, daß eine nähere Entscheidung vorläufig nicht getroffen werden konnte.

Eudorina (CARTER, GOEBEL und GOROSCHANKIN) stellt immer eine Gallerthohlkugel dar, welche an ihrer Peripherie in gleichmäßigen, ziemlich erheblichen Abständen 32 kugelige grüne, völlig gleichartige Zellen aufweist

(Fig. 98); jede derselben trägt zwei Geißeln, die nach außen hin die Gallerthüllen mit Hilfe von feinen Kanälchen durchdringen. Hier schließt sich auch Pleodorina KOFOID eng an.

Pandorina (Fig. 97), besonders von PRINGSHEIM studiert, ist ähnlich, besteht aber nur aus 16 Zellen, welche sich fast berühren und im Zusammenhange damit gegen die Mitte hin konisch zugespitzt erscheinen. Sie lassen im Zentrum nur einen relativ kleinen Raum frei; ob SCHEWIAKOFF's Mastigosphaera hierher gehöre, bleibt zweifelhaft (CARTER, COHN, KLEIN).

Volvox (Fig. 101) weicht nicht unwesentlich von beiden obigen Gattungen ab, weil die Zellen, welche in einer einzigen Schicht den Mantel der großen Hohlkugel (bis 1 mm) zusammensetzen, sehr viel kleiner, darum aber um so zahlreicher sind; COHN berechnete bis zu 12000, KLEIN bis zu 22000 Zellen für eine Kugel von Volvox globator (V. aureus hat viel weniger). Während nun bei allen bisher genannten Vertretern unserer Familie sämtliche Zellen gleichwertig und deshalb auch zur Fortpflanzung befähigt sind, besitzt Volvox eine große Zahl vegetativer Zellen neben relativ wenigen, welche zu Oogonien, Antheridien oder Gonidien werden können, und besonders ist noch hervorzuheben, daß alle Fortpflanzungszellen in dem hinteren, dem Mundende abgekehrten Teil (Fig. 101) der Volvoxkugel liegen, doch können dieselben gelegentlich bis auf $^2/_3$ gegen das Vorderende vorgeschoben sein. ARTHUR MEYER unterscheidet deshalb direkt einen trophischen und einen generativen Pol. Ob diese Namen, ebenso die Bezeichnung Nord- und Südpol, welche WILLS vorschlug, gerade erforderlich sind, mag dahin gestellt sein.

Zellinhalt.

Der Zellinhalt stimmt in allen wesentlichen Punkten mit demjenigen der Chlamydomonaden überein. Die beiden pulsierenden Vakuolen, das Becherchromatophor usw. kehren im wesentlichen wieder. MIGULA freilich glaubt, daß das Chromatophor nicht einheitlich sei, doch vermag ich seine Quetschungsversuche hierfür nicht als beweisend anzuerkennen. Bei Volvox minor dürfte der Chlorophyllkörper an den von Chlamydomonas reticulata erinnern, bei Volvox globator ist er mehr abgeflacht und sendet (Fig. 100, *3*) Fortsätze in die Tüpfelkanäle, dürfte also an Haematococcus anklingen. Gewöhnlich liegt ein Pyrenoid an bekannter Stelle, doch fand OVERTON bei Volvox außerdem noch mehrere kleinere, welche vielleicht nachträglich gebildet werden.

Die Pyrenoide vermehren sich u. a. in den Gonidien vor Beginn der Teilung.

Die Augenflecke liegen meistens in der Einzelzelle ziemlich nahe an den Geißeln, sie pflegen auch Beziehung zu den Chromatophoren zu haben. Nach OVERTON findet sich bei Volvox das Stigma immer an demjenigen Zellrande, welcher dem vorderen Pol zugekehrt ist und RYDER gibt sogar an, daß die Augenflecke des Vorderpols 6—8 mal so groß seien als diejenigen des Hinterendes. Er meint, das deute vielleicht auf ein Sinnesorgan. KLEIN bestätigt RYDER's Angabe. Jedenfalls zeigt auch diese Beobachtung, daß im Aufbau der vegetativen Zellen am Vorder- und Hinterpol mehrfache Differenzen zu verzeichnen sind.

Der gesamte Aufbau der verschiedenen zuletzt genannten Gattungen wird nun im einzelnen am besten klar, wenn wir uns erst einmal die ungeschlechtliche Vermehrung derselben ansehen.

Entwickelung der Coenobien.

Bei derselben entstehen keine isolierten Zoosporen, sondern aus allen oder aus einzelnen Zellen der Mutterpflanze gehen durch Teilung Töchter hervor, welche der letzteren durchaus gleich sind.

Nehmen wir einmal Gonium heraus, so ist die Sache aus Fig. 95, *3—5*

leicht ersichtlich. Durch zwei gekreuzte Wände, die stets in die durch Geißeln usw. gekennzeichnete Längsachse fallen, werden alle Zellen einer Scheibe zunächst in vier Zellen zerlegt und jede dieser Zellen zerfällt wiederum durch aufeinander senkrechte Wände sukzessive in vier Teile. Somit resultieren vier mittlere und zwölf periphere Zellen (Fig. 95, *5*); gelegentlich freilich kann es, wie schon COHN angibt, mit der Bildung von acht Zellen sein Bewenden haben. Solche liegen nicht selten so wie in Fig. 95, *4*, doch treten auch andere Zellteilungsfolgen in die Erscheinung. Die junge Goniumtafel ist in der Mutterzelle fast becherartig gekrümmt (Fig. 95, *3*), ihre Zellen sind gegeneinander kantig abgeplattet. Sind dann die Teilungen vollendet, so verläßt die Tochterscheibe die Mutterzelle, beginnt die Bewegung und rundet die Einzelzellen gegeneinander ab, so daß ein Gitter entsteht. Dabei bleiben nur eng begrenzte Stellen der Membranen in Kontakt und stellen eine Tüpfelverbindung her, die besonders leicht sichtbar wird, wenn die Elemente in erneute Teilung eintreten (Fig. 95, *3*). Die Abrundung der Zellen beruht, das ist ziemlich sicher, auf der Bildung von Gallerte.

Solche tritt im Innern der Zellwand auf und hebt die Plasmamasse von dieser ab, zudem bildet sie sich außen, erfüllt die Maschen des Gitters und überzieht endlich das ganze Täfelchen mit einer zarten aber breiten Hülle. Auf diese wies neuerdings MIGULA hin und zeigte auch, daß die Basis der Geißeln von Schleimsubstanz umhüllt ist. Bewegungen führen nur die äußeren, freien Enden aus.

Für die übrigen Formen mag die bestuntersuchte Eudorina den Typus abgeben. Soll die Vermehrung, welche GOROSCHANKIN und GOEBEL fast gleichzeitig eingehend studierten, beginnen, so teilen sich alle grünen Zellen mehr oder weniger gleichzeitig. Die Scheidewände gehen (Fig. 99, *1*) auch hier immer der Längsachse der Mutterzelle parallel. Durch zwei gekreuzte Wände entstehen zunächst vier Zellen (Fig. 99, *1, a*), welche sich von der Mutterzellwand, die jetzt deutlich sichtbar wird, abheben; auch sieht man, daß diese Zellen nicht mehr genau in einer Ebene liegen, sondern bereits eine ganz schwach becherförmig gekrümmte Scheibe darstellen (Fig. 99, *1, b*).

Die jetzt folgenden Teilungen beobachtet man am besten vom Rücken der gekrümmten Scheibe. Man sieht dann, daß in jedem Viertel eine weitere Teilung einsetzt, wie das Schema 99, *2* angibt, die neuen Wände stehen, wie ersichtlich, den beiden primären Teilungswänden paarweise parallel. Doch das ist nur im Prinzip so, in Wirklichkeit werden die Wände schon sehr zeitig verschoben und damit entsteht das berühmte Kreuz (Schema 99, *3*, Fig. 99, *4*), welches bei allen kugeligen Volvoceen auf dieser Entwickelungsstufe wiederkehrt. Durch perikline Wände werden nun von den Kreuzzellen vier zentrale abgeschnitten (Fig. 99, *1, d*), welche sich nicht weiter teilen, während die auf diesem Wege gebildeten peripheren, sowie die Eckzellen durch peri- und antikline Teilungen zerlegt werden, bis die Zahl 32 erreicht ist.

Während dieser Teilungen (meist vom Achtzellenstadium energisch beginnend) krümmt sich die entstehende Platte immer mehr zu einem schüssel-, becher- und krugförmigen Gebilde, bald erscheint eine Kugel mit kleiner Öffnung und schließlich wird auch diese geschlossen.

Die Geißeln der Mutterzelle bleiben sehr lange erhalten, diejenigen der Tochterfamilie entstehen ganz unabhängig von ihnen auf der Außenseite der jungen Kugel, meistens sogleich nach Beendigung der Zellteilungen. Sind sie gebildet und haben auch die ursprünglich kantigen

Zellen sich mehr oder weniger abgerundet, dann reißt die Muttermembran auf und die jungen Individuen bewegen sich ins Freie. Hier werden die Abstände zwischen den grünen Zellen noch vergrößert und das Ganze wächst heran.

Die Vermehrung der Pandorina (Fig. 97) ist fast identisch mit der eben für Eudorina geschilderten. Die umgekehrt pyramidalen Zellen runden sich ab, sodaß man fast eine Eudorina-Kolonie vor sich zu haben glaubt, dann setzen dieselben Teilungen ein wie bei der vorigen Gattung. CHODAT

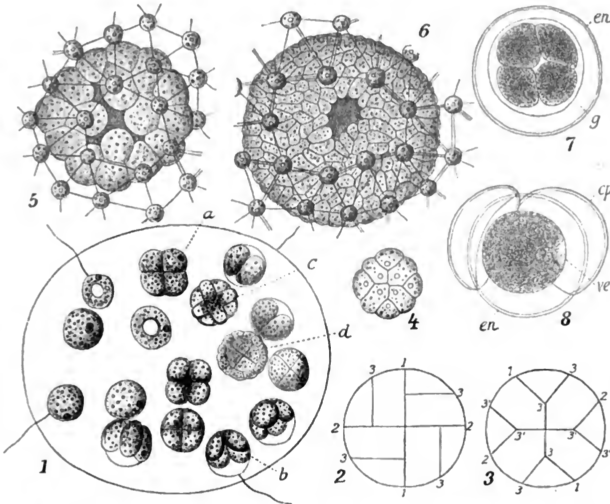


Fig. 99. *1 Eudorina elegans* n. GOEBEL. Teilungsstufen. *2, 3* Schemata der Teilung von Einzelzellen. *4—6* Entwickelung junger Individuen bei *Volvox globator* n. KLEIN. *7, 8 Volvox aureus* n. KIRCHNER. Zygotenkeimung. *ep* aufgerissenes Epispor. *en* Endospor. *g* Gallerthof. *ve* hyalines Plasma am Vorderende.

und B. SCHROEDER schildern das, ich kann ihre Angaben auf Grund älterer Notizen bestätigen. Nachdem die Platte sich zur Hohlkugel geschlossen, muß noch ein Wachstum der Zellen gegen das Kugelzentrum hin erfolgen. CHODAT sah zeitweilig bei Pandorina tafelförmige, bewegliche Formen, dem Gonium ähnlich. Ob das richtig und etwas Normales ist, oder ob abnorme Erscheinungen vorliegen, bedingt durch „Frühgeburten“, muß weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

Wir sahen schon, daß Volvox nicht aus jeder Zelle fortpflanzungsfähig ist. Die Mutterzellen neuer Individuen, meist Parthenogonidien genannt, liegen über das Hinterende der Kugeln gleichmäßig verteilt. Sie sind in ziemlich regelmäßigen Abständen angeordnet und schon in ganz jungen

Individuen vor deren Austritt aus der Mutter als etwas größere, inhaltsreiche Zellen ohne Geißeln erkennbar. Ihre Zahl mag dort, wo sie allein in der Kugel ohne andere Fortpflanzungszellen sich vorfinden, auf zehn bis zwölf steigen, meistens sind es acht bei Volv. globator, ca. sechs bei V. minor. Die Teilungen in der Gonidie sind genau dieselben wie bei Eudorina, die Kreuzzellen treten wieder auf und es wiederholen sich peri- und antikline Teilungen am Rande des zusammenneigenden Kruges (Fig. 99). Nur werden dieselben hier vielfach wiederholt und so resultiert eine relativ große Kugel, an welcher die Mundöffnung noch lange sichtbar bleibt (Fig. 99, *5*, *6*). Anfänglich noch der inneren Wandung der Mutterkugel anhängend, lösen sich die Tochterindividuen später von dieser los, gelangen zu mehreren in den zentralen Hohlraum (Fig. 101, *3*) und werden aus diesem durch einen Riß in Freiheit gesetzt. Letzerer liegt nach Wills und Overton am hinteren Ende der Kugel, nach Klein findet er sich an beliebiger Stelle. Nach den erstgenannten Autoren findet die Geburt statt noch während die Mutterkugel sich bewegt, nach Klein vollzieht sich der Prozeß in der Ruhe. Auch über den Zeitpunkt, in welchem die Bewegung der jungen Individuen, die ihre Geißeln sehr zeitig erhalten, beginnt, gehen die Angaben auseinander. Ich vermute, daß diese an sich irrelevanten Dinge von Fall zu Fall verschieden sind.

Beim Austritt der Jungen aus der Mutterpflanze liegen die grünen Zellen derselben noch ganz nahe zusammen, erst später entfernen sie sich mehr voneinander und dann nehmen die Kugeln erst vollständig den Bau an, der, wie jetzt gezeigt werden soll, für die einzelnen Spezies ziemlich charakteristisch ist, im Grunde allerdings auf den gleichen Typus zurückgeht.

Feinerer Bau der Kugeln. Auf Grund der ganzen Entstehung wird man annehmen dürfen, daß die Volvoxkugeln im Innern nicht gerade viel Substanz enthalten, und Arthur Meyer, der den Aufbau des Volvox näher studierte, gibt denn auch an, daß nur Spuren von Gallerte neben Wasser gegeben seien. Daraus erklärt sich dann auch, daß Spermatozoiden usw. sich leicht im Innern bewegen.

Die Wand der Kugeln von Volvox globator hat nach dem ebengenannten Forscher relativ den einfachsten Bau. Im Durchschnitt erkennt man eine einzige Lage fast quadratischer Zellen (Fig. 100, *1*), welche durch feine, aber dichte Wände begrenzt sind (Fig. 100, *1*, *m*, *i*, *a*). Diese letzteren stellen aber nur die Mittellamelle (*m*) resp. die äußerste nach außen (*a*) oder innen (*i*) gekehrte Lamelle der eigentlichen Zellwand dar. Die Hauptmasse dieser füllt den Raum innerhalb der genannten Lamellen in Gestalt einer relativ weichen Gallerte (*g*) von glasheller Beschaffenheit aus. Nur nach außen hin liegt noch eine weitere Membranschicht (*b*) von etwas anderer Konsistenz. Für den Plasmakörper bleibt kein übermäßig großer Raum übrig, wie aus der Fig. 100, *1* ersichtlich. Er erscheint im Quer- oder Längsschnitt der Kugel gestreckt und sendet nach oben einen Fortsatz, von welchem die Geißeln ausgehen.

Von der Fläche der Volvoxkugel erkennt man (Fig. 100, *2*, *3*) eine sechseckige Zeichnung, hervorgerufen durch die Mittellamellen der Zellen, und in den Sechsecken mit einer entsprechenden Zahl von Armen ausgespannt die Plasmakörper. Diese Arme durchbohren scheinbar in ihrer ganzen Breite die Mittellamelle (Fig. 100, *3*).

Volvox tertius besitzt gerundete Plasmakörper (*pl* Fig. 100, *5*) in den Zellen, deren Hauptmasse wiederum Gallerte (*g*) ausmacht, doch verbreitert sich die Mittellamelle gegen die Peripherie der Kugel zu sehr konsistenten Massen (*m*). Volvox aureus endlich hat ebenfalls runde Plasmakörper und eine kolossale Gallertbildung (*g*), dazu stark verbreiterte Zwickel (*m'*) der Mittellamelle, die,

von oben gesehen, natürlich als ein System von Leisten erscheinen. Aber die Mittellamelle ist nach dem Zentrum der Kugel hin weggelöst, so daß die Zwickel vielfach blind endigen. Nur da, wo verschiedene Zellen mit der Kante zusammenstoßen (also gleichsam in den Ecken des Wabensystems), bleibt ein Faden (*t*) stehen, welcher nun tief nach innen vordringt und hier an eine Membran (*i*) anschließt, welche der nach innen gekehrten, nicht verschleimten Lamelle der Zellwand entspricht. Volvox aureus wird man sich vielleicht am besten vorstellen, wenn man ihn mit Pandorina vergleicht und annimmt, daß die zugespitzten Zellen derselben ihren Inhalt fast kugelig kontrahieren, und daß von den Zellwänden alles verschleimt bis auf die einwärts gekehrte Wandschicht (*i*), die breiten Mittellamellen (*m'*) an der Peripherie und einige Verbindungsfasern zwischen den inneren und äußeren Lamellen der Zellwand.

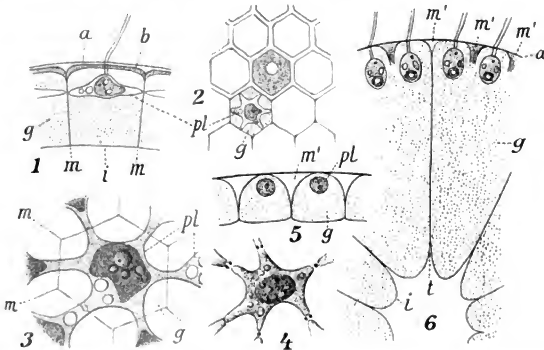


Fig. 100 n. Arthur Meyer. *1—4 Volvox globator.* *1* Querschnitt der Kugelwandung. *2*, *3* Flächenansichten derselben. *4* dass. nach Entfernung der Mittellamelle. *5 Volvox tertius* A. M. Querschnitt der Kugelwand. *6 Volvox aureus* desgl. *pl* Plasma der Zelle. *a* äußere, *i* innere Zellwandschicht. *b* besondere Schicht. *m* Mittellamelle. *m'* verbreiterte Zwickel derselben. *g* Gallerte. *t* Trabeculae als Verbindung von *a* und *i*.

Wir sagten, daß die Zellarme des Volvox globator die Mittellamelle scheinbar geradeswegs durchsetzen (Fig. 100, *3*), tatsächlich sind aber nur (Fig. 100, *4*) äußerst feine Fädchen vorhanden, welche in Mehrzahl die Mittellamelle durchbrechen und so die dicken Plasmaarme verbinden.

Volvox aureus hat derbere Plasmaverbindungen; von den runden Protoplasten zieht im einfachsten Falle je ein Strang zur Nachbarzelle. Derselbe passiert die Gallerte unterhalb der Zwickel (*m'*), welche die Reste der Mittellamelle darstellen. Arthur Meyer zeigte nun, daß im vorderen Teile der Kugel von Volvox aureus immer nur je ein Plasmafaden von Zelle zu Zelle geht, daß dagegen im Hinterende die Verbindungen drei- bis sechsfach sind, und daß besonders die Fortpflanzungszellen sehr stark durch Plasmafädchen mit den Nachbarzellen verkettet sind. Diese Verbindungen werden offenbar erst ziemlich spät gelöst, d. h. zu einer Zeit, in welcher die Gonidien schon mehrfache bis vielfache Teilungen erfahren haben.

Über den feineren Bau der Pandorina- und Eudorinakugeln fehlen genauere Angaben, speziell über die Struktur der Gallerte schweigen die meisten Autoren. Nur soviel ist ersichtlich, daß an der Peripherie eine derbe Membranschicht bemerkt wird, welche bei Pandorina auch strukturiert erscheint. Über die Abgrenzung gegen den zentralen Hohlraum ist uns nichts bekannt.

Nach allem, was wir berichteten, wird es kaum Wunder nehmen, daß eine Zellulosereaktion der Membranen bislang nicht gefunden wurde. Nur MIGULA gibt an, daß die Dauerzellen von Gonium bei ihrer Bildung die bekannten Färbungen geben, was an Chlamydomonas erinnert.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Bezüglich anderer als der erwähnten ungeschlechtlichen Fortpflanzungsmodalitäten ist nicht gerade viel bekannt. COHN sah, daß die einzelnen Zellen von Gonium ihre Hülle verlassen und ohne Membran schwärmen können, allein was aus ihnen wird, ist unsicher. HIERONYMUS gibt an, daß einzelne Zellen der Stephanosphaera-Kugeln, besonders solche, welche sich nicht wie die übrigen geteilt haben, die gemeinsame Hülle verlassen können, sie erhalten eine eigene Membran und können nach längerer Bewegung sicher Gameten, vielleicht auch vegetative Zellen durch Teilung bilden.

Dauerzellen gibt COHN für Gonium Tetras Al. Br. (G. sociale), MIGULA für Gonium pectorale an. COHN und HENFREY fanden sie bei Eudorina. Die Angabe von COHN und WICHURA über ähnliche Gebilde bei Stephanosphaera dürfte nach HIERONYMUS unrichtig sein, da wohl eine Verwechslung mit Zygoten vorliegt. Vielleicht bedarf auch der Fall von Eudorina einer Revision.

Die Dauerzellen entstehen in der üblichen Weise durch Verlust der Geißeln, Bildung von Reservesubstanz, von dicker Membran usw. unter Aufquellen der alten Hüllen.

MIGULA sah ihre Keimung bei Gonium pectorale. Durch Vierteilung entstanden nackte Schwärmer, welche zu vierzelligen Kolonien wurden, aus diesen gingen dann normale 16-zellige hervor. Nach CHODAT sollen auch Palmellen entstehen können.

Sexuelle Fortpflanzung. Die geschlechtliche Fortpflanzung der Volvocaceen zeigt, wie schon auf S. 148 angedeutet, alle Übergänge von der gewöhnlichen Isogamie zur Oogamie.

Stephanosphaera entwickelt nach HIERONYMUS aus jeder der acht Zellen zahlreiche Gameten, wohl nach dem gleichen Teilungsmodus, nach welchem die ungeschlechtlichen Individuen Zoosporen bilden. Es treten auch zeitweilig Ringbildungen auf, wie bei diesen, endlich aber werden alle diese Gruppierungen nach Sprengung der Hülle der Einzelzellen gelöst, und die Gameten bewegen sich als spindelförmige Körper lebhaft im Hohlraum der Kugel (Fig. 94, *4*). Schließlich treten sie aus der geplatzten Gesamthülle heraus, um miteinander paarweise zu kopulieren, indem sie sich „längsseit" legen. Schon in dem Hohlraum der Kugel können die Vereinigungen beginnen (Fig. 94, *4*), doch konstatierte HIERONYMUS, daß nur solche Gameten sich vereinigen, welche verschiedenen Einzelzellen entstammen. Das Verschmelzungsprodukt wird zur Hypnozygote.

Über die Kopulation von Gameten des Gonium pectorale liegen recht unsichere Angaben von ROSTAFINSKI und eine kurze Notiz bei CHODAT vor. Dagegen wies PRINGSHEIM die Paarung der Gameten für Pandorina nach. Die gewöhnlichen vegetativen Pflänzchen teilen sich in der üblichen Weise in 16 Tochterfamilien. Da die Konsistenz der Hüllmembranen in diesen Fällen etwas größer ist als gewöhnlich, bleiben sie länger in Zusammenhang, es tritt auch eine kurze Periode der Unbeweglichkeit ein,

welche die Masse auf den Boden der Kulturgefäße usw. führt, dann aber trennen sich nicht bloß die eben gebildeten Familien von einander, sondern diese letzteren entlassen auch ihre einzelnen Zellen; die Zellmembranen verquellen und der Inhalt schlüpft an irgend einer, besonders erweichten Stelle aus (Fig. 97, *III*).

Diese nackten Zellen sind zweiwimperige Gameten, welche von denen vieler Chlamydomonaden in nichts Wesentlichem abweichen. Sie kopulieren auch nach bekanntem Muster, indem sie mit den Vorderenden voreinander stoßen (Fig. 97, *IV—VI*). Das Resultat ist eine Hypnozygote.

Pringsheim weist darauf hin, daß die Gameten an Größe nicht unwesentlich verschieden sind, doch konnte er konstante Unterschiede an den Gametenpaaren nicht wahrnehmen. Die Unterschiede beruhen vielleicht nur auf Ernährungsdifferenzen.

Gegen Pandorina heben sich Eudorina und Volvox in puncto Sexualität recht scharf ab, weil hier Eier und Spermatozoiden sehr ausgeprägt sind.

Eudorina läßt nach den Untersuchungen von Goroschankin und Goebel weibliche und männliche Familien unterscheiden. In den weiblichen wird jede einzelne Zelle zum Ei, ohne daß wesentliche Veränderungen gegen die vegetativen Individuen einsetzten, nur werden die Zellen etwas größer und entfernen sich durch Verquellung der Zwischensubstanz etwas weiter voneinander. Die Männchen erscheinen stärker modifiziert. Alle 32 Zellen einer grünen Familie werden zu Antheridien, sie teilen sich genau so, als ob es Tochterfamilien geben sollte. Indes erfolgt meistens keine Krümmung, die ursprüngliche Platte bleibt erhalten, die Teilungen überschreiten die Zahl 32 nicht unwesentlich. Die grüne Färbung der Zellen geht schließlich in gelb über, die Zellchen strecken sich senkrecht zur Platte und erhalten sämtlich zwei Geißeln auf dem nach auswärts gekehrten Ende.

Damit entsteht eine Gonium-ähnliche Platte, zusammengesetzt aus kleinen Palissadenzellen. Die ganze Platte resp. das Bündel von Zellen, Spermatozoiden, tritt aus der Mutterzelle (Antheridium) aus und schwärmt umher, um bald weibliche Familien anzutreffen. Durch Verschlingung der beiderseitigen Cilien wird ein Bündel Spermatozoiden an der Eizelle vertaut (Fig. 98), es zerfällt bald in einzelne Zellen, welche nun solange die Eizelle umschwärmen, bis eins der Spermatozoiden mit dem Ei verschmilzt.

Die Modalitäten im einzelnen sind nicht ganz klar, ich übersehe nicht, ob das Ei mit einer besonderen Membran umgeben ist, ob diese Membran zum Eintritt der Spermatozoiden eine eigene Öffnung hat, ob man demnach von einem Oogonium reden darf usw. Klar ist nur, daß nach der Befruchtung des Eies die Zygote, und ich rede auch hier von einer solchen (vgl. Kap. Befruchtung), sich mit derber Membran umgibt, Reservestoffe speichert und damit zur Hypnozygote wird, die meistens durch Hämatochrom rot gefärbt ist.

Die Befruchtungsprozesse bei Volvox gleichen fast in allem denjenigen von Eudorina. In Zusammenhang mit der oben erwähnten Arbeitsteilung produziert eine Kugel von V. globator rund 30 (20—64), von V. aureus nur 1—15 weibliche Zellen im Unterende seiner Kugel. Schon beim Ausschlüpfen der Töchter aus der Mutterkugel sind die Anlagen derselben als größere cilienfreie Zellen sichtbar. Unter erheblicher Vergrößerung werden sie intensiv grün gefärbt und verlängern sich etwas flaschenförmig gegen die Peripherie (Fig. 101, *1*, *o*), andererseits ragen sie in den Hohlraum der Mutterkugel vor. Diese Körper sind mit einer Gallerthülle resp. Membran versehen, welche zweifellos als Oogoniumwandung aufgefaßt werden

muß. Die Eireife gibt sich darin zu erkennen, daß sich die Plasmamassen aus dem kurzen peripheren Hals zurückziehen. Ob bei dieser Gelegenheit sich eine Öffnung nach außen zum Eintritt der Spermatozoiden bildet, wird nicht angegeben.

Die Antheridien werden in sehr wechselnden Mengen an dem aboralen Pol der Kugeln gebildet, bei V. globator finden sich deren nur wenige, meist nur bis fünf, bei V. aureus dagegen können $^2/_3$ aller Zellen einer Kugel gelegentlich zu Antheridien werden (Fig. 101, *1*, *4*).

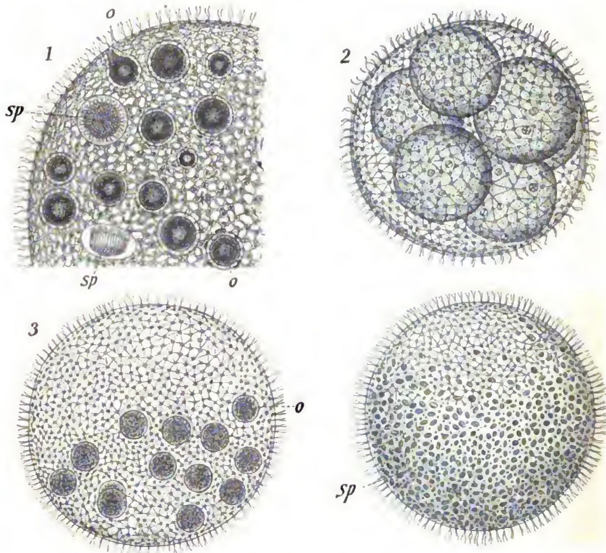


Fig. 101. *1 Volvox globator* n. COHN. *2—4 Volvox aureus* n. KLEIN. *2* mit jungen Tochterindividuen. *3* mit Oogonien. *4* mit Antheridien. *o* Oogonien. *sp* Spermatozoiden.

Die Teilungen in den Antheridien sind die gleichen wie bei Eudorina, resp. wie bei der Bildung von vegetativen Tochterkugeln, überhaupt verläuft alles wie bei Eudorina. Noch häufiger aber als bei jener Gattung bleibt es nicht bei der Bildung von Spermatozoidplatten, sondern es kommen nach KLEIN auch Miniaturkugeln zur Entwickelung.

Die einzelnen Spermatozoiden stellen eine relativ große komplete Zelle dar. Sie sind spindelförmig, etwas spiralig gebogen. Am dickeren Hinterende sitzt ein gelbes, zuweilen grünliches Chromatophor. Das Vorderende ist schnabelartig verlängert; die beiden Geißeln sitzen diesem Schnabel

seitlich an. (Bei Eudorina pflegen die Geißeln an der Spitze zu sitzen, doch kommen auch seitliche Stellungen vor.) KLEIN gibt metabolische Bewegungen der Spermatozoiden an.

Die männlichen Zellen werden nach KLEIN bei V. aureus stets in Bündeln nach außen entleert, um dann zu zerfallen, auch bei V. globator sah KLEIN solche Bündel im Frühjahr, später im Hochsommer konstatierte er die von COHN beschriebene Erscheinung, welche KIRCHNER auch für V. aureus angibt. Die Spermatozoidbündel lösten sich schon im Antheridium auf, und die Spermatozoiden gelangten nach innen in den Hohlraum der Kugel, wo sie sich bewegten und auch auf Eizellen von innen her zuwanderten. COHN und KIRCHNER sahen auch, daß die männlichen Zellen sich in die Gallerte der Oogonien einbohrten. Allein aus KLEIN's Angaben gewinnt man doch den Eindruck, als ob hier wohl abnorme oder mindestens ungewöhnliche Prozesse vorlägen. Direkt und genau gesehen ist der Sexualakt bei Volvox nicht; erneute Untersuchung muß wohl prüfen, ob nicht die Spermatozoen, wenigstens normalerweise, von außen durch den kurzen Hals des Oogoniums eindringen.

Das Resultat der Befruchtung ist wieder eine rote Hypnozygote mit sternförmigen Membranfortsätzen bei V. globator, mit glatter Membran bei V. aureus und tertius. Die Haut gliedert sich hier, wie auch sonst so häufig, mindestens in zwei Lagen, ein Epi- und ein Endospor, die sich nach KIRCHNER oft weit voneinander abheben.

Verteilung der Geschlechter.

Die Verteilung der Geschlechter und der Fortpflanzungszellen überhaupt ist bei den Spezies der Gattung Volvox nicht unwesentlich verschieden. V. globator besitzt einerseits vegetative Kugeln, welche mehrere Generationen hindurch nur Tochterkugeln bilden, andererseits geschlechtliche Stöcke, auf welchen fast immer Oogonien und Antheridien vereinigt sind, hier herrscht also Monoecie. Die sexuellen Kugeln pflegen ausgeprägt proterandrisch zu sein und deshalb ist Selbstbefruchtung im allgemeinen ausgeschlossen. COHN's abweichende Angaben brauchen aber nicht falsch zu sein, denn nach OVERTON und KLEIN ist eine Selbstbefruchtung für Volvox globator nicht ganz verhindert.

Für V. aureus wissen wir, daß rein vegetative, rein weibliche und rein männliche Individuen (letztere bildeten die alte Gattung Sphaerosira) vorkommen (Fig. 101). Die Pflanze ist deshalb früher auch als diözisch angesprochen worden, allein KLEIN's Beobachtungen zeigten, daß diese drei verschiedenen Fortpflanzungsorgane in den mannigfachsten Varianten nebeneinander in dem gleichen Stock vorkommen können: Oogonien neben vegetativen Tochterkugeln, letztere neben Antheridien, sowie Oogonien neben Antheridien usw., kurz alle theoretisch möglichen Kombinationen können in natura realisiert sein. Noch bunter aber wird die Sache dadurch, daß die Tochterkugeln andere Zusammenstellungen aufweisen können als die Mütter.

V. tertius Arthur Meyer dürfte in Bezug auf die hier erörterten Fragen dem V. aureus nahe stehen.

Selbstbefruchtung dürfte indes bei V. tertius nicht selten sein, wenn ARTHUR MEYER's Angabe zutrifft, daß die Befruchtung anscheinend schon stattfindet, solange die Tochterkugeln noch in der Mutterkugel eingeschlossen sind.

Gerade diese Angabe weist darauf hin, was auch schon andere Beobachter hervorheben, daß die Tochterkugeln in verschiedenen Fällen innerhalb der Mutterkugel eine sehr verschieden weite Ausbildung erfahren können, ehe sie dieselbe verlassen.

Andere Gattungen unserer Familie sind in der eben besprochenen Richtung nicht untersucht, nur für Stephanosphaera gibt HIERONYMUS einige Daten, welche auf das Vorhandensein geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Zellen in der gleichen Kugel hinweisen.

Für den mannigfaltigen Wechsel in der Generationsfolge bei Volvox wird man die Außenwelt wenigstens zum Teil verantwortlich machen wollen, doch sind bislang keine positiven Ergebnisse rationeller Kulturen zu verzeichnen, da Volvox sich meistens nur kurze Zeit halten läßt. Angaben von KLEIN deuten darauf hin, daß bei Volvox Parthenogenesis einsetzen könne, doch bedarf die Frage wohl erneuter Prüfung.

Keimung. Die Keimung der Hypnozygoten erfolgt bei vielen Gliedern unserer Gruppen relativ rasch, speziell bei Stephanosphaera erwachen trockene und dann mit Wasser übergossene Zygoten in wenigen Stunden zu neuem Leben, ja es scheint fast, als ob das voraufgegangene Austrocknen die nachfolgende Keimung wesentlich fördere.

Die Hypnozygoten von Stephanosphaera teilen sich bei der Keimung in zwei bis acht Teile, die Membran verquillt nach COHN und die Portionen werden als nackte, zweiwimperige Schwärmer frei. Sie erhalten bald, nach Umhüllung mit Membran, genau das Aussehen einer Sphaerellazelle, wie COHN sich ausdrückt; das heißt wohl nichts anderes, als daß sie in ihrem Aussehen mit den aus Kugeln isolierten Stephanosphaerazellen übereinstimmen, über welche HIERONYMUS, wie oben erwähnt, berichtete (Fig. 94, *2*).

Nach kurzer Bewegung geht aus diesen Zellen durch Teilungen (Fig. 94, *5*, *6*), von welchen die erste eine Querteilung ist, eine achtzellige Platte hervor, die der Längsachse der Mutterzelle parallel liegt. Die acht Zellen lösen sich in der Mitte voneinander (Fig. 94, *7*) und stellen nach einer gewissen Abrundung einen Zellenkranz dar, welcher schon unschwer als junge Stephanosphaera zu erkennen ist; tatsächlich ist also danach auch bei Stephanosphaera ein Tafelstadium vorübergehend vorhanden und die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, ein solches noch bei der Teilung der erwachsenen Kolonien zu finden.

Auch bei Pandorina wird in der Keimung nach PRINGSHEIM ein (seltener zwei bis drei) Schwärmer gebildet, welcher die Zygotenmembran nach deren einseitiger Sprengung oder Erweichung in einer bruchsackartigen Hülle verläßt (Fig. 97, VIII, IX). Diese Schwärmer teilen sich in 16 Zellen. Eine Tafel wird als Durchgangsstadium zur Pandorinakugel beobachtet.

Die Keimung von Eudorina ist nicht bekannt, bei Volvox aureus sah sie besonders KIRCHNER. Hier liegt die Oospore eng umschlossen vom Endospor, während das Epispor weit absteht.

Bei Beginn der Keimung vergrößert sich die Plasmamasse, das Endospor quillt stark und tritt nun aus dem aufreißenden Epispor heraus (Fig. 99, *8*). Somit liegt die Zelle jetzt da, von einem breiten Gallerthof umgeben, sie grenzt sich aber bald gegen die Gallerte des Endospors durch eine zarte Wand ab. Inzwischen sammelt sich an einer Stelle hyalines Plasma (*ve* Fig. 99, *8*), dieses bezeichnet das Vorderende; letzteres durchschneiden die beiden ersten miteinander gekreuzten Teilungsebenen (Fig. 99, *7*). Ihm folgen andere, welche die Oospore genau wie eine „Gonidie" zerlegen. Unter Einkrümmung der ursprünglichen Platte entsteht eine junge Volvoxkugel, welche schließlich, nachdem ihre Farbe aus Rotbraun in Grün übergegangen, das noch immer vorhandene Endospor und die zarte Innenmembran durchbricht.

Die Vorgänge bei der Keimung von Volvox scheinen mir von Pandorina u. a. wohl herleitbar zu sein, wenn man annimmt, daß die einzige Schwärmspore der Pandorina unterdrückt sei resp. in der Zygote stecken bleibe; dann muß sich die junge Kugel in dem Endospor direkt entwickeln. Diese Annahme wird durch das Auftreten hellen Plasmas an einer Seite der keimenden Oospore, das sonst kaum verständlich wäre, sehr wahrscheinlich gemacht. Eine derartige Auffassung aber zu betonen, scheint mir nicht unwichtig, weil Bütschli etwas abweichend aus den oben geschilderten Keimungsprozessen den Schluß zieht, daß die „Parthenogonidien" tatsächlich parthenogenetisch sich entwickelnde Eier seien, vergleichbar denen der Daphniden oder der Blattläuse.

Botaniker werden nicht gerade geneigt sein, dem Zoologen darin zuzustimmen, sie werden die Beantwortung der Frage nach den Homologien lieber zu gewinnen suchen aus dem Vergleich der Volvocinen mit anderen Algen. Das soll in dem Kapitel über die Fortpflanzung geschehen, und ebenso bleibe einem späteren Abschnitte die Diskussion über die Algen- oder Flagellatennatur unserer Familie vorbehalten.

Die Reihe der Volvocales steigt durch allerlei Zwischenstufen von einzelligen Wesen zu komplizierten Gebilden mit fortgeschrittener Arbeitsteilung empor. Bei Gonium und Stephanosphaera noch lose zusammengekuppelt, treten die Einzelzellen in immer festeren Verband, und während bei Pandorina wie Eudorina noch alle Zellen gleichwertig erscheinen und trophische wie generative Funktionen in sich vereinigen, sind diese Aufgaben bei Volvox völlig getrennt. Danach gleicht dann letztere Form auch am meisten den Algen höherer Stufen mit oogamer Fortpflanzung, wie Oedogonium, Vaucheria oder Fucus.

Wie man nun eine Pflanze von Oedogonium oder Fucus gemeiniglich als ein Individuum bezeichnet, so wird man auch nicht umhin können, dies in gleicher Weise bei Volvox zu tun. Bütschli, Goebel u. a. haben denn auch mehrfach betont, daß dies erforderlich sei, und am meisten dafür spricht die Plasmaverbindung, welche zwischen allen Zellen nachgewiesen wurde.

Ob man dann Gonium, Pandorina usw. als Kolonie, Familie oder Individuum bezeichnen will, hängt von den Neigungen und Meinungen des einzelnen ab. Die seit Al. Braun viel diskutierte Frage ist heute kaum noch so brennend wie früher. Wir begnügen uns damit, zu konstatieren, daß sich ein Fortschritt von lose zusammenhängenden Zellmassen zu einem fest gefügten Staate in unserer Gruppe vollzogen hat.

Literatur.

Artari, Al., Untersuchungen über Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.

Blochmann, F., Über eine neue Haematococcusart. Heidelberg 1896. Habilitationsschrift.

Bohlin, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1897. p. 507. (Nr. 9.)

—— Die Algen der ersten Regnell'schen Expedition. I. Protococcoideen. Bihg. till k. sv. Vet. Akad. Handlingar 1897. **27**, 3. Nr. 7.

Borzi, A., Studi algologici I. Messina 1883.

Braun, Al., Bemerkungen zu Cohn's Schrift über Volvox. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Bot. Z. 1875. p. 190.

—— Über einige Volvocineen. S.-Ber. d. Berl. Ges. naturf. Freunde. Bot. Z. 1875. p. 189.

Bütschli, Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. **1.**

Carter, H. J., On Fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. Ann. and Magazine of nat. hist. 1858. 3 sér. **2.** p. 237.
— On Fecundation in the two Volvoces ad their specific. Differences. Das. 1859. 3 sér. **3.** p. 1.
Chodat, R., Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l'herb. Boiss. 1894. **2.** p. 585.
Cienkowski, Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Arch. f. mikr. Anatomie 1870. **6.** p. 421.
— Über einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Z. 1865. **23.** p. 21.
Cohn, F., Nachträge zur Naturgeschichte des Protococcus pluvialis Kütz. Nova acta Leop.-Carol. 1850. **22,** 2. p. 607.
— Über eine neue Gattung aus der Familie der Volvocineen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1853. **4.**
— Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskop. Algen u. Pilze. Nova acta Leop.-Carol. 1854. **24,** 1. p. 101.
— Die Entwickelungsgeschichte der Gattung Volvox. Beitr. z. Biologie der Pflanzen 1875. **3.** p. 93.
— Bemerkungen über die Organisation einiger Schwärmzellen. Beitr. z. Biol. der Pflanzen 1877. **2.** p. 101.
— u. Wichura, Über Stephanosphaera pluvialis. Nova acta Leop.-Carol. 1857. **26,** 1. Nachtrag.
Dangeard, P. A., Mémoire sur les Algues. Le Botaniste 1889. **1.** p. 127.
— Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou histoire d'une cellule et théorie de la sexualité. Le Botaniste 1898. **6.** p. 65.
— Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le Polytoma uvella. Le Botaniste 1901. **8.** p. 1.
— Recherches sur les algues inférieures. Ann. des sc. nat. 7 sér. **7.** p. 18.
— Note sur la formation des anthérozoides dans l'Eudorina elegans. Bull. soc. Linn. Normand. 1888. 4 sér. **2.** p. 124.
Davis, Euglenopsis; a new Alga-like Organism. Ann. of Bot. 1894. **8.** 377.
Dill, O. E., Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Pringsh. Jahrb. **28.** p. 323.
Francé, R., Studien zur Systematik der Chlamydomonadinen. Bot. Zentralbl. 1893. **55.** p. 392.
Aus: Sitz.-Ber. d. bot. V. d. k. ungar. Ges. f. Naturw. z. Budapest.
— Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1893. **56.** p. 138.
— Die Polytomeen, eine morpholog.-entwickelungsgeschichtliche Studie. Pringsh. Jahrb. 1894. **26.** p. 295.
— Beiträge zur Kenntnis der Algengattung Carteria. Ungar. mit deutschem Résumé. Ref. Jahresber. **24,** 1. p. 29.
— Über Verwandtschaft der Chlamydomonadineen. Magyarisch in ungar. Zeitschr. Ref. Jahresber. 1893. **21,** 1. p. 91.
Gay, F., Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie 1882.
Golenkin, Pteromonas alata Cohn. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou 1891. N. S. **5.** p. 417.
Goroschankin, Die Genesis bei den Palmellaceen. Versuch einer vergl. Morphologie der Volvocineae. Nachr. d. Kais. Ges. f. Naturw. usw. Moskau 1875. **16.**
— Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Braunii. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou 1890.
— Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. II. Chlamydomonas Reinhardi Dang. und seine Verwandten. Das. 1891. p. 1.
Hieronymus, G., Über Stephanosphaera pluvialis Cohn usw. Cohn's Beiträge 1884. **4.** p. 51.
Ishikawa, Notes on the japanese Species of Volvox. Zool. Magazine 1896. **8.** p. 25.
Kirchner, Über die Entwickelungsgeschichte von Volvox minor. Cohn's Beiträge 1879. **3.** p. 95.
Klebs, G., Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Arb. d. Bot. Inst. Tübingen 1883. **1.** p. 339.
Klein, L., Vergl. Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. 1888. **5.**
— Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsh. Jahrb. 1889. **20.** p. 133.
— Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7.** p. 42.

Kofoid, L. A., Plankton studies. II. On Pleodorina illinoisensis. a new species from the plankton of the Illinois River. Bull. Ill. State Lab. Nat. hist. 1898. **5.** p. 273.
—— III. On Platydorina, a new genus of the family Volvocideae. Das. 1899. **5.** Nr. 9.
Krassilstschik, J., Zur Entwickelungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma Ehrb. Anatom. Anzeiger 1882. **5.** p. 426.
Kuckuck, P., Bemerkungen zur marinen Algenflora von Helgoland. I. Wiss. Meeresunters. N. F. 1894. Abt. Helgoland. **1.** p. 261.
Lauterborn, R., Protozoenstudien IV. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1898. **65.** p. 369.
Meyer, Arthur, Über den Bau von Volvox aureus Ehrb. und V. globator Ehrb. Bot. Centralbl. 1895. **63.** p. 225.
—— Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox. Bot. Ztg. 1896. **56.** p. 189.
Migula, W., Beiträge zur Kenntnis des Gonium pectorale. Bot. Centralbl. 1890. **43.**
Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Bot. Centralbl. 1889. **39.** p. 65.
Pringsheim, N., Über Paarung von Schwärmsporen usw. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin 1869. Ges. Abhandl. **1.**
Prowazek, S., Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. Österr. bot. Zeitschrift **51.** p. 51—60.
—— Nachträgliche Bemerkung zu dem Aufsatz: „Kernteilung und Vermehrung der Polytoma“ usw. Österr. bot. Zeitschr. **51.** p. 400.
Reinhardt, L., Die Kopulation der Zoosporen bei Chlamydomonas pulvisculus Ehrb. u. Stigeoclonium sp. Arb. d. Naturf.-Ges. a. d. Univ. Charkow 1876. **10.**
Reinke, J., Eine neue Alge des Planktons. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. **3.**
Rostafinski, Haematococcus lacustris. Mém. de Cherbourg.
Ryder, J. A., The Polar differentiation of Volvox and the specialisation of possible anterior Sense-organ. Amer. Naturalist 1889. **23.** p. 218. (Jahresber.
Schewiakoff, W., Über die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mém. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1893. 7 sér. **41.** Nr. 8, p. 1–201.
Schmidle, W., Über Bau und Entwickelung von Chlamydomonas Kleinii n. sp. Flora 1893. **77.** p. 16.
—— Bemerkungen zu einigen Süßwasseralgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 346.
—— Chlamydomonas grandis Stein und Chl. Kleinii Schmidle. Flora 1896. **82.** p. 85.
Schneider, A., Zur Naturgeschichte der Infusorien. Müller's Arch. f. Anat. und Physiol. 1854.
Schroeder, B., Dangeardia. ein neues Chytridineengenus auf Pandorina Morum Bary. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 315.
—— Pandorina Morum, ihre ungeschlechtliche Vermehrung und ihre Parasiten. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Zool.-bot. Sitzg. v. 8. Dez. 1898.
Seligo. Untersuchungen über Flagellaten. Cohn's Beiträge 1887. **4.** p. 145.
Stein, Fr. v., Organismus der Infusionstiere. **3,** 1.
Warming, E., Ein vierzelliges Gonium (Tetramonas socialis Dujard.?) Botanisk Tidsskrift 1876/77. 3. R. **1.** p. 69.
Wille, N., Algolog. Notizen IX—XIV. Carteria, Sphaerella, Chlamydomonas, Gloeococcus, Pteromonas, Cerasterias u. a. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 1903. **41.** p. 89.
Wills. On the structure and life history of Volvox globator. Midland Naturalist III. 1880. Jahresber. **9,** 1. p. 367.

6. Tetrasporaceae.

Die in der Überschrift genannte Familie, die Chodat, wie mir scheint, ohne Grund als Palmellaceen bezeichnet, fasse ich mit Klebs, Correns u. a. enger als das Wille in den „natürlichen Pflanzenfamilien“ tut. Die typischen Gattungen sind Apiocystis und Tetraspora, dazu kommen wohl noch Sphaerocystis, Dactylococcus und Palmodactylon.

Obgleich es Bedenken hervorrufen wird, wage ich einen Anschluß der Tetrasporaceen an die Volvocales, speziell an chlamydomonasartige Formen, weil alle Vertreter unserer Gruppe ihre Zellen, die normalerweise in Gallertmassen eingebettet liegen, sehr leicht in den beweglichen Zustand überführen und weil sie dann von einer Chlamydomonas kaum oder garnicht unterscheidbar sind (vgl. Fig. 103, *4*).

Es handelt sich bei den Tetrasporaceen stets um Süßwasserbewohner, welche an ruhigen Orten der Tümpel, Seen usw., zum Teil über die ganze Erde verbreitet sind. Einige gehören dem Plankton an, andere sind festgeheftet.

Zu letzteren gehört Nägeli's Apiocystis Brauniana, die vom Autor selbst, sodann von Moore und besonders von Correns studiert wurde.

Die birnförmigen Kolonien sitzen mit ihrem verschmälerten Grunde dem Substrat an. Die Festheftung erfolgt durch eine sehr widerstandsfähige Kittmasse, welche sich scheibenförmig ausbreitet; dieselbe ist weder in Schwefelsäure, noch in Kalilauge löslich.

Die „Birne" (Fig. 102, *2*) besteht aus sehr weicher Gallerte, welche aber außen von einer scharf abgegrenzten derberen, mehr oder weniger dicken Schicht umgeben wird. Die grünen Zellen liegen der äußeren Gallertschicht innen an; sie vermehren sich durch Teilung nach verschiedenen Richtungen des Raumes, die Tochterzellen rücken aber immer wieder an die äußere Gallertschicht vor, falls sie ursprünglich weiter einwärts lagen.

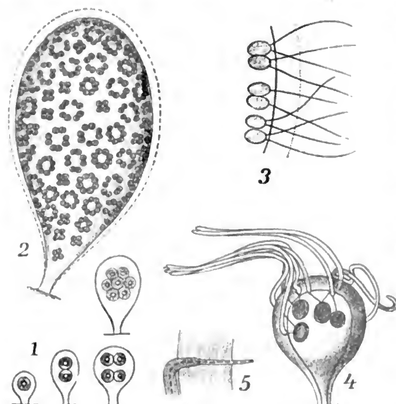


Fig. 102. *Apiocystis Brauniana* Naeg. n. Nägeli und Correns. *1—2* jüngere und ältere Kolonien. *3* Stück der Gallertwand mit grünen Zellen und Pseudocilien. *4* junge Kolonie mit Pseudocilien. *5* Stück der Gallertwand, durchsetzt von einer Pseudocilie; rechts innen, links außen.

Die Gallerte als solche wächst in dem Maße, als sich die grünen Zellen vermehren, und Correns sucht darzutun, daß dies durch Intussuszeption im Sinne Nägeli's erfolgen müsse.

Die einzelnen Zellen haben ganz den Chlamydomonadenhabitus: ein becherförmiges Chromatophor mit einem Pyrenoid, Kern in der Mitte, Vakuolen vorn. Ob letztere pulsieren, ist nicht ganz sicher.

Das Interessanteste ist nun, daß nach Correns jede Zelle ein Paar von Pseudocilien ausstreckt (Fig. 102, *4*, *5*). Dieselben sind unbeweglich und besitzen einen zentralen Plasmafaden, welcher von Gallerte umgeben wird. Der Plasmafaden (Fig. 102, *4*, *5*) geht vom Zellleib aus, durchsetzt die derbe Gallerthülle und erhält gewöhnlich erst beim Durchtritt durch diese die Scheide (Fig. 102, *5*). Wenn die Zellen sich teilen, haben sie zunächst nur eine Pseudocilie, die zweite aber wird neu gebildet und muß nach Correns die Gallerthülle durchwachsen. Diese Pseudocilien, oder besser wohl Gallerthaare, dürften den Haaren mancher Chaetophoreen nahe stehen, mit den echten Cilien haben sie kaum etwas zu tun.

Tetraspora lubrica fand Reinke zunächst in Form von hohlen Gallertschläuchen (Enteromorphen entfernt vergleichbar) am Grunde der Gewässer fest-

gewachsen. Später aber steigen diese Gebilde an die Wasseroberfläche empor, um unregelmäßige Klumpen darzustellen; andere Arten verhalten sich ähnlich.

In eine leicht bewegliche Schleimmasse sind grüne Zellen, bei jüngeren Kolonien in einer, bei älteren in mehreren Schichten eingelagert; es ist also eine erhebliche Ähnlichkeit mit Chromulina mucicola (S. 7) oder Chlorosaccus (S. 19) vorhanden. Die grünen Zellen gleichen denen von Apiocystis (Fig. 102, *1*) auch darin, daß sie Pseudocilien besitzen; das sind nach SCHRÖDER, der dieselben neuerdings studierte, nachdem schon THURET, CORRENS u. a. Angaben darüber gemacht, Plasmafäden (Fig. 103, *3*), welche, vom Zellenleibe ausgehend, die ganze Hüllgallerte, die hier sehr mächtig ist, durchsetzen. Über die Gallerte treten sie aber nicht hervor und außerdem haben sie keine Spezialscheiden wie die von Apiocystis.

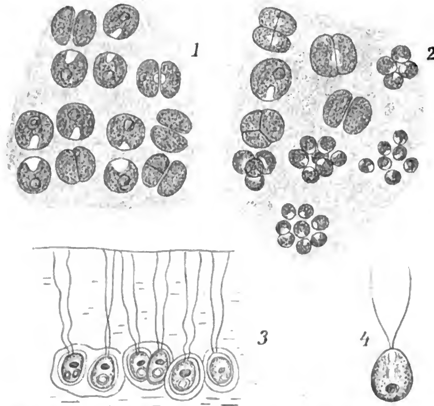


Fig. 103. *Monostroma* n. REINKE u. CHODAT. *1*, *2* Gallerte mit eingelagerten Zellen, z. T. in Teilung. *3* Thallusquerschnitt mit grünen Zellen und Pseudocilien. *4* schwärmende Einzelzelle.

Die Teilungen der Tetrasporazellen erfolgen der Länge nach (Fig. 103, *1*, *2*); da immer deren zwei kurz aufeinander folgen, pflegen die grünen Zellen zu viert beisammen zu liegen.

Nahe verwandt mit der Tetraspora ist CHODAT's Stapfia; sie unterscheidet sich nur durch relativ feste, nicht hohle Gallertzylinder von der ersteren.

Die Vermehrung geschieht in den soeben geschilderten Gattungen durch Zoosporen, und zwar ist leicht ersichtlich, daß die gewöhnlichen vegetativen Zellen aus der Gallerte, in nichts verändert, ausschlüpfen, nur haben sie zwei Cilien entwickelt (Fig. 103, *4*). Diese entstehen schon in der Gallerte, und CORRENS weist nach, daß ihre Entwickelung ganz unabhängig von den Pseudocilien erfolgt. Die Zoosporen gleichen also in ihrem Aufbau wiederum denjenigen von Chlamydomonaden.

Die Zoospore setzt sich bei Apiocystis bald fest und scheidet Gallerte aus, die sofort birnförmige Gestalt hat (Fig. 102, *1*), dann entsteht direkt eine neue Blase.

Moore gibt für Apiocystis noch an, daß die Zoosporen, zu mehreren vereinigt, als Schwärmerkolonie aus der Mutterpflanze austreten und dann einer jungen Familie den Ursprung geben können.

Die Zoosporen der Tetraspora schwärmen oft mehrere Tage; nach dem Festsetzen teilt sich die Zelle tetraedrisch und dann entsteht durch weitere Zerlegung eine Hohlkugel als erste Anlage des Thallus resp. der Kolonie. Vielfach aber liegen die Teilungsprodukte der Zoospore in einer Ebene, und dann entsteht sofort eine flächenförmige Thallusanlage. Schließlich kommen nach Reinke die Zoosporen oft so nahe beisammen zur Ruhe, daß sofort eine neue unentwirrbare Gallertmasse resultiert.

Die Zoosporen der beiden Gattungen brauchen aber offenbar nicht direkt wieder zu neuen Normalkolonien heranzuwachsen. Besonders für Tetraspora gibt Gay an, daß dieselben nach Verlust der Geißeln durch wiederholte Teilung zu unregelmäßigen Haufen — palmelloiden Stadien — werden können. Diese „Palmellen" umgeben sich dann event. mit derber Membran und stellen Dauerzellen dar; in solche können aber auch die schwärmenden Zellen sich direkt umwandeln. Die Keimung der Dauerzellen ist noch unklar.

Geschlechtliche Fortpflanzung ist durch Reinke für Tetraspora sichergestellt. Die vegetativen Zellen liefern durch wiederholte Teilung acht „Mikrozoosporen" (Fig. 103, *2*); diese erweisen sich durch isogame Kopulation als Gameten. Die aus ihnen resultierende Zygote ist sofort keimfähig, doch ist kaum ausgeschlossen, daß sie sich zur Hypnozygote entwickele.

Für Apiocystis gibt Correns Mikrozoosporen an und Moore spricht von Kopulation. Danach liegen die Dinge hier so wie bei Tetraspora.

Ist ein Übergang von den Chlamydomonaden zu den Tetrasporaceen gegeben, so muß der Anschluß an Chlam. Kleinii und ähnliche Arten mit reichlicher Gallertbildung gesucht werden. Als Verbindungsglied zwischen diesen und den vorher behandelten Gattungen darf man dann wohl Palmella miniata Leibl. ansprechen, falls Chodat's Beobachtungen, wie ich glaube, zutreffen. Es handelt sich um unregelmäßige Gallertmassen, welche grüne Zellen einschließen; diese vermehren sich durch Teilung nach verschiedenen Richtungen. Jede Zelle kann als Makrozoospore die Gallerte verlassen und gleicht dann völlig einer Chlamydomonas; außerdem können Mikrozoosporen durch wiederholte Teilung einer Zelle entstehen, und endlich werden Gameten angegeben.

Fast das Gleiche wird vom Botryococcus, besonders von B. terrestris, der auf Erde traubige Massen bildet, durch Klebs angegeben.

Man könnte diese Gattungen fast noch zu den Chlamydomonaden rechnen, und dahin zählt Wille auch Chodat's Sphaerocystis Schroeteri, die er mit Al. Braun's Gloeococcus mucosus für identisch hält. Die Alge ist insofern weiter vorgeschritten, als sie ziemlich regelmäßig umgrenzte Gallertmassen bildet, aber Pseudocilien entwickelt auch sie noch nicht. Die Fortpflanzung geschieht fast ganz wie bei Palmella miniata. Makro- und Mikrozoosporen werden gebildet usw. Daneben sind Dauerzellen bekannt, in welche fast jedes Element der Alge übergehen kann.

Die Zellteilungen sind etwas variabel, vielleicht je nach den äußeren Bedingungen; Chodat berichtet darüber.

Die letzterwähnten Formen hatte man nicht in Reinkultur vor sich, aber selbst wenn sich später ergibt, daß nicht alles so zusammengehört, wie soeben berichtet wurde, wird doch noch genug übrig bleiben, um jene Gattungen zu Übergangsgliedern von Chlamydomonas zu Tetraspora zu stempeln.

Literatur.

CHODAT, R., Études de Biologie lacustre. Bull. herb. Boiss. 1897. **5.** p. 292.
— Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.
CORRENS, C., Über Apiocystis Brauniana Näg. Zimmermann's Beitr. z. Pflanzenzelle **3.** p. 241.
GAY, F., Rech. sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
— Sur la formation des Kystes chez les Chlorosporées. Bull. soc. bot. de France 1886. **33.** p. 51.
KLEBS, G., Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Arb. aus d. botan. Institut zu Tübingen 1883. **1.** p. 336.
MOORE, Spencer L., Studies in vegetable Biology. V. Apiocystis a Volvocinea etc. Journ. Linn. Soc. London 1890. **25.** p. 362.
NÄGELI, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
REINKE, J., Über Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Ktz. Pringsh. Jahrb. 1878. **11.** p. 531.
SCHROEDER, B., Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. d. Nat.-med. Ver. z. Heidelberg 1902. N. F. **7.** p. 139.
WILLE, N., Algolog. Notizen. XII. Gloeococcus mucosus A. Br. Nyt magazin for naturvidenskaberne 1903. **41.** p. 89.

b. Protococcales.

„Palmellaceen“, Pleurococcaceen, Protococcaceen und ähnliche Glieder der obigen großen Gruppe stellen die ärgsten Schmerzenskinder des Algologen dar, und fast hilflos steht er ihnen gegenüber, wenn es sich darum handelt, dem nicht in dieser Richtung spezialisierten Fachgenossen ein einigermaßen klares Bild von dem zu geben, was man unter dem obigen Namen zusammenfassen möchte, denn kaum in einer anderen Gruppe des Pflanzenreiches ist mit so mangelhaften Methoden gearbeitet worden wie hier. Das Wort DE BARY's vom Fischen im Trüben, das er einst auf die Untersuchung von Bakterien und Pilzen anwandte, gilt noch heute vielfach für die niederen Algen. Reinkulturen und kontinuierliche Beobachtungen wurden bisher nur in sehr beschränktem Maße angewandt.

Die naturgemäße Folge ist ein Chaos von richtigen und falschen Angaben, die ungemein schwer zu entziffern sind. Ich glaube deshalb auf Darstellung aller Irrfahrten und Einzelheiten, ja auf Vollständigkeit meiner Angaben verzichten zu sollen; ich verweise alle Fragen nach dem Polymorphismus auf ein späteres Kapitel und versuche hier nur, aus den sicheren Beobachtungen Typen herauszuschälen, welche den Leser orientieren und gleichzeitig eine feste Basis gewähren mögen, um andere weniger bekannte Formen daran anzugliedern.

Eine Beschreibung fast aller hier in Frage kommenden Gattungen und Arten findet man bei CHODAT, der seine früheren polymorphen Neigungen in seinem letzten Buche in erfreulicher Weise modifiziert hat.

Mehr als genug werden wir in den späteren Abschnitten unseres Buches zu berichten haben von höheren Grünalgen, welche in gewissen Phasen ihres Lebens die Form annehmen, die wir alsbald für Chlorococcum, Chlorosphaera usw. beschreiben werden; und deshalb wird man mich fragen, ob denn die Gebilde, welche wir hier als niederste Glieder der Protococcenreihe ausgeben, wirklich selbständige Formen sind. Ganz sicher weiß ich das nicht, aber ich verlasse mich auf sorgfältige Beobachter, wie

Klebs, Artari, Beyerinck u. a. Sie fanden die zu besprechenden Arten auch bei mannigfacher Variierung der Kulturbedingungen konstant, und wenn spätere Beobachter auch noch die eine oder andere der hierher gezogenen Spezies in andere Formen gießen werden, so glaube ich doch, daß der Grundstock von dem bestehen bleiben wird, was jene Forscher gefunden haben.

Es ist fast zum Sport der Algenforscher geworden, ein eigenes System für die Protococcales oder, wie sie früher zum Teil hießen, die Protococcoideen zu begründen; ich meinerseits habe mich solchen Gelüsten auch nicht ganz entziehen können, stütze mich aber doch wesentlich auf die von Klebs gegebenen Anregungen.

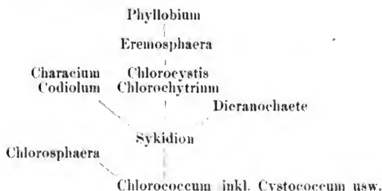
Ich unterscheide:

1. **Protococcaceae,**
2. **Protosiphonaceae,**
3. **Halosphaeraceae,**
4. **Scenedesmaceae,**
5. **Hydrodictyaceae,**

und schließe an diese als Anhang einige Formen an, die anderweit schwer unterzubringen sind.

1. Protococcaceae.

Die Vertreter dieser Gruppen stellen kugelige, birnförmige usw. Einzelzellen dar, welche nur zufällig sich zu größeren Komplexen zusammenlagern. Eine Vermehrung durch normale Zweiteilung findet nur ausnahmsweise statt, die Fortpflanzung erfolgt fast nur durch Zoosporen, welche gelegentlich die Form von Aplanosporen annehmen. Isogameten sind in gewissen Fällen beobachtet. Die Beziehungen der Gattungen zueinander mag das folgende Schema demonstrieren:



Die Protococcaceen sind, mit Ausnahme von Chlorocystis und wenigen anderen Süßwasserbewohner oder auch Luftalgen, welche Baumrinden, feuchte Erde usw. besiedeln. Einzelne sind zweifellos Kosmopoliten, andere sind bislang nur in Europa gefunden, aber wahrscheinlich weiter verbreitet.

Beyerinck demonstrierte zuerst und Artari bestätigte es, daß manche frei lebenden Protococcaceen organische Stickstoffnahrung verarbeiten müssen oder doch zum mindesten können. Diese Tatsache erklärt das

häufige Vorkommen von Protococcaceen an unsauberen Orten und in Lösungen, die sonst wegen ihres Gehaltes an organischen und anorganischen Zersetzungsprodukten von anderen Algen sorgfältig gemieden werden.

Eine „Spezialität“ vieler Protococcaceen, die auch mit ihrer Stickstoffernährung in engem Zusammenhange steht, ist die Symbiose im weitesten Sinne. Sie leben zum Teil als Raumparasiten in anderen Pflanzen, zum Teil aber treten sie auf als „grüne Zellen“ in Tieren wie Hydra, Stentor, Spongilla u. a., oder aber sie bilden den grünen Anteil von Flechten — das soll im Kapitel über die Symbiose erörtert werden.

Chlorococcum.

Die einfachsten Protococcaceen sind diejenigen, welche unter dem Namen Chlorococcum gehen (Chl. infusionum Menegh. usw.); zu dieser Gattung muß man auch wohl Cystococcus nebst vielen anderen hinzuzählen, darunter auch die Form, welche Beyerinck als Chlorosphaera limicola (Fig. 104) bezeichnet.

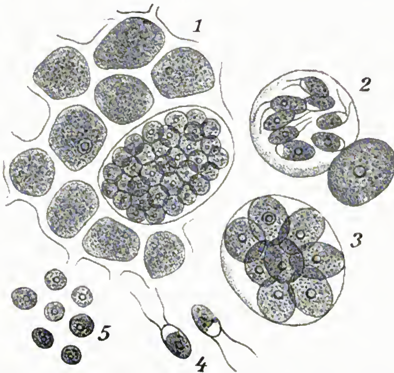


Fig. 104 n. Beyerinck. *Chlorosphaera limicola (= Chlorococcum).* *1* vegetative Zellen, eine davon mit Aplanosporen. *2, 3* Zoosporen, noch von einer Blase umhüllt. *4* Zoosporen frei. *5* dieselben nach Umhüllung mit Membran.

Die Zellen dieser Algen sind kugelig, nur wenn sie in Kulturen usw. eng aneinander liegen, werden sie (Fig. 104) gegeneinander abgeflacht. Ihre Membran ist je nach den äußeren Bedingungen mehr oder weniger dick, sie dürfte aus Zellulose bestehen. Das Chromatophor ist becherförmig, man könnte fast sagen hohlkugelig, denn es umfaßt beinahe die ganze Zelle; nur an einer Stelle findet sich ein kreisrunder Ausschnitt, durch welchen man unter günstigen Bedingungen den Zellkern in der Mitte erkennt. Ein Pyrenoid liegt dieser Öffnung gegenüber.

Eine einfache Querteilung der Zellen zwecks Vermehrung auf dem üblichen vegetativen Wege ist nach Artari, Beyerinck u. a. für unsere Alge nicht bekannt, dagegen findet ausgiebige Zoosporenbildung statt. Der Inhalt der kugeligen Zellen zerfällt hierbei sukzessive nach der Größe der Mutterzelle in zwei, vier, acht und mehr Portionen, wie das schon Nägeli für seinen Cystococcus humicola schilderte. Nach Fertigstellung der Zoosporen, die je nach der Ernährung usw. verschiedene Grösse haben können (Fig. 104, *2*, *3*), reißt die äußere Schicht der Membran auf, die Schwärmer treten heraus, zunächst noch von der inneren Lage der Zellhaut umhüllt (Fig. 104, *2*), dann reißt diese und damit sind die Zoosporen befreit. Sie kommen ohne Anzeichen von Kopulation zur Ruhe, umhüllen sich mit Membran, wachsen und bilden später von neuem Zoosporen.

Bei längerer Kultur in konzentrierteren Nährlösungen findet nach ARTARI die Fortpflanzung durch „unbewegliche Gonidien“ statt (Fig. 104, *1*), wie er sich ausdrückt. Diese Gonidien sind nach ihm aber nichts anderes als Zoosporen, welche vorzeitig mit Membran umhüllt wurden. Sie werden wie die letzteren durch Aufreißen der Membran frei und wachsen zu normaler Größe heran. Wir nennen diese Gebilde mit WILLE Aplanosporen.

Bei Austrocknung des Substrates verwandeln sich die vegetativen Zellen in Ruhezellen, indem sie eine derbere Membran erhalten und Reservesubstanzen aufspeichern. Diese Zellen können jederzeit unter günstigen Verhältnissen auskeimen, indem sie Zoosporen bilden.

Chlorosphaera. Chlorosphaera wurde von KLEBS in eine besondere Familie gebracht, indes scheint es mir erlaubt, dieselbe in die Protococcaceen einzureihen — schon um nicht die niederen Algen endlos zu zersplittern.

Chlorosphaera stimmt mit Chlorococcum darin überein, daß alle Zellen Zoosporen bilden können, welche direkt zu neuen Zellen auswachsen. Auch darin herrscht Übereinstimmung, daß alle Zellen den Charakter von Dauerzellen annehmen können. Die Abweichung besteht darin, daß die meist kugeligen Zellen der Chlorosphaera sich vegetativ durch Zweiteilung vermehren. Die so gebildeten Zellen trennen sich meistens und bleiben nur lose durch Gallerte vereinigt oder aber sie stellen gelegentlich (Chl. consociata) wenigzellige, fadenähnliche Komplexe dar, welche an einfache Ulotrichales erinnern.

Danach könnte man annehmen, daß mit Hilfe der Chlorosphaera ein Anschluß der Ulotrichaceen und ihrer Verwandten an die niedersten Protococcaceen zu erzielen sei. Erweisbar ist das aber zunächst nicht, man kann sogar umgekehrt schließen, und so mag die Frage zunächst auf sich beruhen.

Sykidion. An die Chlorococcen darf man wohl das von WRIGHT und WILLE studierte Sykidion anschließen (Fig. 105, *1*). Es handelt sich wieder um annähernd kugelige Zellen, welche in diesem Falle durch ungeformte Gallerte an anderen Algen haften. Normale Zoosporen werden gebildet, sie treten ins Freie, nachdem sich ein Membranstück deckelartig gelöst hat, und wachsen dann entweder zu normalen Zellen heran oder aber sie bilden durch mehrfache Teilung palmellaartige Stadien.

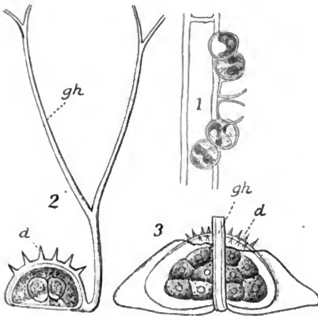


Fig. 105. *1 Sykidion Droebakense* n. WILLE. *2, 3 Dicranochaete* n. HIERONYMUS. *d* Deckel. *gh* Gallerthaar.

Dicranochaete. Trotz des abweichenden Habitus behandle ich hier auch Dicranochaete (HIERONYMUS), das ist eine einzellige Alge mit Gallerthaaren, ähnlich wie sie bei den Tetrasporeen vorkommen (Fig. 105, *2*). Die Zellen sind fast schildkrötenartig, sie sitzen mit der flachen Seite dem Substrat auf. Die Membran besteht aus zwei auch chemisch ganz verschiedenen Hälften, und zwar umfaßt die untere Hälfte die obere (*d*), welche stark gewölbt ist. So

abweichend das Äußere, so herrscht doch bezüglich der Bildung von Zoosporen völlige Übereinstimmung mit Chlorococcum usw. Andere Fortpflanzungsmodi sind unbekannt. Direkte Teilung erschiene auch bei der Struktur der Zellwand fast unmöglich.

Gehen wir wiederum zunächst auf Chlorococcum zurück, so gelangt man von diesem aus auch direkt zu Chlorochytrium, jener zwar mehrfach studierten, aber doch erst durch KLEBS mit anderen Formen klar gelegten Gattung.

Chlorochytrium.

Chlorochytrium Lemnae lebt in den Intercellularräumen des subepidermalen Gewebes von Lemna trisulca. Hier stellt es elliptische bis

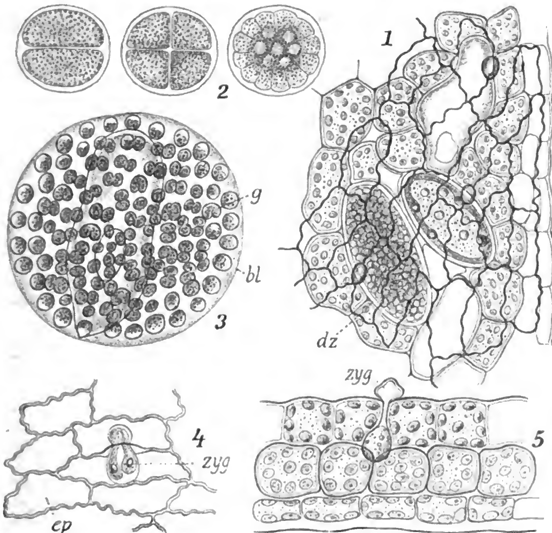


Fig. 106 n. KLEBS. *1—4 Chlorochytrium Lemnae.* *1* Zellen mit derber Haut. *2* Teilung des Inhalts derselben. *3* Entleerung der Gameten. *4* Eindringen der Zygote in das Laub von Lemna. *5* Eindringen der Zygote von *Eremosphaera* in das Blatt von *Potamogeton*. *dz* Dauerzelle. *bl* Blase. *g* Gameten. *zyg* Zygoten. *ep* Epidermis von Lemna.

kugelige Zellen dar (Fig. 106, *1*), welche sich wie Chlorococcum niemals durch einfache Zweiteilung vermehren; sie bilden vielmehr durch sukzedane Vielteilung des Inhaltes (Fig. 105, *2*), bei welcher die Zellwand ganz unbeteiligt bleibt, eine große Zahl von Schwärmern, die schließlich austreten (Fig. 106, *3*); und zwar platzt die Membran der Mutterzelle, das Lemnagewebe wird durchbrochen und die Schwärmer kommen an die Oberfläche, sind aber noch von einer farblosen Blase umgeben. Die Schwärmer

erweisen sich als Gameten; noch innerhalb der Blase vereinigen sie sich paarweise und erst dann werden sie durch Auflösen der Blasenwand völlig freigelassen (Fig. 106, *3*).

Die Gameten besitzen die übliche Form — ein Chromatophor, zwei Cilien usw. — Die Zygoten sind mit ihren vier Zilien anfangs noch beweglich, sie suchen Lemna trisulca auf und kommen auf der Epidermis dieser Pflanze zur Ruhe, besonders dort, wo zwei Epidermiszellen zusammenstoßen. Schwärmer, welche die Lemnen nicht erreichen, gehen zu grunde. Nach eingetretener Ruhe erhält die Zygote eine Membran und dringt nun genau so wie ein parasitischer Pilz in das Wirtsgewebe ein (Fig. 106, *4*), d. h. sie verlängert sich schlauchartig, spaltet die Mittellamelle der Epidermiszelle und zwängt sich in den Spalt ein, um so in die Interzellularen zu gelangen (vgl. Fig. 106, *5*), wo sie sich zur Kugel entwickelt. Die Stelle, an welcher der Eintritt erfolgte, bleibt kenntlich.

Die großen grünen Zellen umgeben sich im Winter mit einer dicken Membran, speichern Reserven und sinken mit den Lemnen auf den Boden der Gewässer; im Frühjahr steigen sie mit ihnen auf und bilden von neuem Gameten. Andere Modalitäten der Fortpflanzung sind nicht bekannt.

Wie man sieht, unterscheidet sich Chlorochytrium von Chlorococcum prinzipiell nur durch die Sexualität der gebildeten Schwärmer, indes dürfte dieselbe doch noch sehr wenig ausgeprägt sein, denn nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse ist es ein primitives Verhalten, wenn Gameten aus der nämlichen Mutterzelle sich vereinigen. Dem entspricht, daß die Schwärmer von Chlorochytrium Knyanum niemals zur Kopulation gebracht wurden, obwohl sie den Gameten der Chl. Lemnae zweifellos homolog sind. Außer den beiden genannten Spezies beschreibt KJELLMAN eine solche auf Sarcophyllis, FREEMAN unter Angabe reichlicher Literatur eine auf Polyides, und LAGERHEIM erwähnt deren mehrere.

Chlorochytrium Cohnii, das WRIGHT auf Florideen, Diatomeenschläuchen usw. fand, versetzt MOORE zu Chlorocystis, indem er gleichzeitig Daten über dessen Entwickelung auf Enteromorpha gibt. An diese Art reiht sich Chlorocystis Sarcophyci, das nach WHITTING Pusteln auf Sarcophycus hervorruft, und ebenso vermutlich Stomatochytrium, das nach CUNNINGHAM die Blätter von Limnanthemum indicum bewohnt.

Alle diese zum Teil parasitischen Formen sind noch grün, in LAGERHEIMS Rhodochytrium aber liegt eine Form vor, welche auf Grund ihres Schmarotzertums farblos geworden ist. Wir behandeln dieselbe später unter den Parasiten.

Endosphaera. Direkt mit Chlorochytrium in Verbindung zu bringen ist Endosphaera. Sie gleicht jener Gattung fast in allen Punkten, nur in der Entwickelung der Gameten besteht ein Unterschied. Die Mutterzellen zerfallen auch sukzedan in zahlreiche Plasmaportionen, letztere aber umgeben sich mit einer Zellulosemembran, und die Gameten entstehen erst aus diesen völlig freiliegenden Zellchen. Sie treten auch ohne Vermittelung einer Gallertblase aus.

Codiolum. An dieser Stelle glaube ich sodann Codiolum erwähnen zu sollen, das WILLE noch zu den Botrydien stellte. COHN, AL. BRAUN und KUCKUCK haben in erster Linie über die Gattung berichtet, außerdem FARLOW, JÓNSSON u. a. Die Pflanze lebt mit Vorliebe in den Krusten von Florideen wie Cruoria, Petrocelis usw. (zwischen den aufrechten Fäden), kommt aber nach HOLMES auch gesellig auf Sandsteinblöcken vor. Sie besteht aus einer ziemlich langgestreckten Zelle (Fig. 107, *1*) mit einem farblosen kompakten Membranfortsatz. Die Zelle

selbst führt ein wandständiges Netzchromatophor, welches Fortsätze nach innen sendet und mehrere Pyrenoide führt. Im Zentrum liegt, wie Ed. Gruber hier in Übereinstimmung mit Al. Braun und Murray konstatierte, ein Zellkern.

Die Fortpflanzung erfolgt durch vierwimperige Zoosporen, welche in der oberen Zellhälfte gebildet zu werden pflegen (Fig. 107, *2*). Dieselben keimen direkt. Gameten wurden nicht beobachtet.

Die Stellung des Codiolum an diesen Platz wird man vielleicht wegen des Netzchromatophors beanstanden, allein ich erinnere daran, daß auch bei Chloromonas netzig durchbrochene Chlorophyllkörper bekannt sind, ohne daß man es für nötig erachtete, die betreffende Spezies von ihren Verwandten zu trennen.

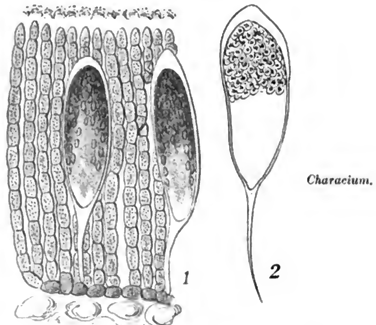


Fig. 107. *1 Codiolum gregarium* zwischen den Fäden von *Cruoria* n. Cohn. *2 Cod. Petrocelidis* in Zoosporenbildung n. Kuckuck.

Characium.

Fast leichter als das Codiolum reiht sich Al. Braun's Characium in die Protococcaceen ein; mit Klebs, Chodat u. a. daraus eine besondere Familie zu machen, scheint mir nicht notwendig, solange nicht neue Untersuchungen dafür eine festere Basis geben.

Die Zellen der Characien haben in der Regel Birnform, bisweilen sind sie (Fig. 108) etwas gekrümmt. An der Spitze oft mit einer Warze versehen, verlängern sie sich an der Basis in einen Stiel, der meist mit einem Scheibchen festgeheftet wird. Soweit ich sehe, ist der Stiel in der Regel nicht hohl, sondern fest. Die Zelle selbst besitzt einen Kern und ein Becherchromatophor mit einem großen Pyrenoid (Fig. 108, *1*). Durch Quer- und Längsteilungen entstehen Schwärmer (Fig. 108, *3*). Reinhardt unterscheidet Mikro- und Makrozoosporen. Ob erstere etwa kopulieren, ist nicht bekannt, und wenig klar sind mir auch die Angaben Reinhardt's über Palmellastadien. Ich verstehe die russische Arbeit nicht.

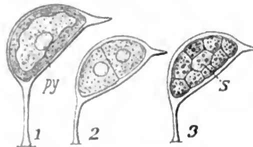


Fig. 108. *Characium Sieboldi* Al. Braun n. Al. Braun. *py* Pyrenoid. *s* Schwärmer.

Trotz der zahlreichen Lücken in der Kenntnis der Characien möchte ich sie als seßhaft gewordene Protococcaceen ansprechen, die sich etwa an Sykidion anschließen mögen. Klebs betont mehr die Beziehungen zu den Tetrasporeen.

Phyllobium.

An Chlorochytrium und Endosphaera schließt man gewöhnlich die Phyllobien, welche, endophytisch oder parasitisch lebend, in relativ großen Zellen Gameten erzeugen, an denen gewisse Größenunterschiede konstant wahrnehmbar sind (Fig. 109, *1*). Die großen Gametangien (Fig. 109, *1*, *3*), welche nach Ermittelung von Ed. Gruber zunächst einkernig sind, entstehen an kriechenden Fäden, und damit unterscheiden sich die Phyllobien so scharf von den bislang erwähnten Formen, daß man wohl fragen kann, ob der Anschluß tatsächlich an genannter Stelle erfolgen müsse.

Doch wie bei so vielen spezifisch lebenden und spezifisch ausgebildeten Algen ist die Frage schwer zu entscheiden. Wir begnügen uns, auf dieselbe hinzuweisen und behandeln im übrigen die Gruppe unter den Parasiten.

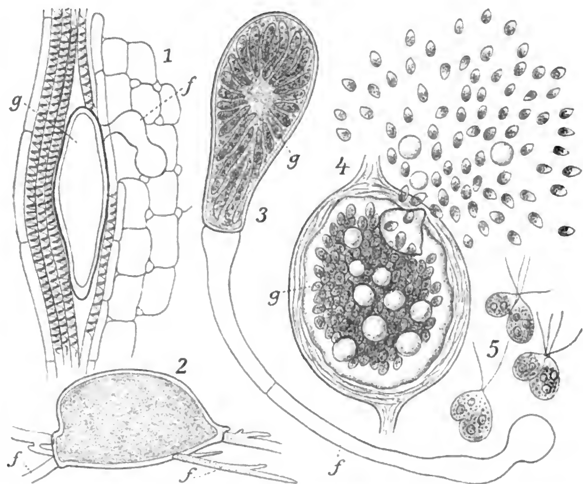


Fig. 109. *Phyllobium dimorphum* n. KLEBS. *1* Gametangium im Gefäßbündel von *Lysimachia nummularia*. *2* dasselbe frei präpariert. *3* Gametangium an einem leeren Keimfaden. *4* dass. Gameten entleerend. *5* Gameten in Kopulation. *g* Gametangium. *f* Faden.

Literatur.

ARTARI, A., Untersuchungen über Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.

BEYERINCK, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 725.

BRAUN, AL., Algarum unicellularum genera nova et minus cognita. Leipzig 1855.

COHN, F., Über einige Algen von Helgoland. Rabenhorst's Beitr. z. Kenntnis u. Verbreitung der Algen. Heft 2.

CUNNINGHAM, D. D., On an endophytic alga occurring in the leaves of Limnanthemum indicum etc. Scientific. Memoires by medical officers of the army of India 1887. **3.** p. 33.

FARLOW, Marine Algae of New-England and adjacent Coast. Reprinted from Report of U. S. Fish.-Commiss. Washington 1879.

FREEMAN, E. M., Observations on Chlorochytrium. — Minnesota botanical studies sér. 2. **3.** 1899.

HIERONYMUS, G., Über Dicranochaete reniformis Hier. Eine neue Protococcacea des Süßwassers. Cohn's Beitr. z. Biologie der Pflanzen 1892. **5.** p. 351.

HOLMES, On Codiolum gregarium A. Br. Journ. Linn. soc. 1881. **18.** 132.

Jónsson, H., The Marine Algae of Iceland. Botanisk Tidsskrift 1903. **25.** p. 337.
Kjellman, F. R., Algae of the arctic Sea. K. svenska Vet. Akad. Handlingar 1883. **20.** Nr. 5.
Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881. **39.** p. 249.
Kuckuck, P., Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. I. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **1.** p. 259. 1894. **2.** p. 396. 1897.
Lagerheim, G. v., Om Chlorochytrium Cohnii Wright och dess förhållande till närstående arter. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1884. Nr. 7.
Moore, G. T., New or little known unicellular Algae. I. Chlorocystis Cohnii. Bot. Gaz. 1900. **30.** p. 100—113.
Murray, G., On Halicystis and Valonia. Murray's Phycological Memoirs. 1893. **2.**
Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
Reinhardt, L., Entwickelungsgeschichte der Characien. Protok. d. Sekt.-Sitz. d. 5. Vers. russ. Naturf. u. Ärzte in Warschau 1876. Jahresber. **4.** p. 50.
Whitting, Fr. G., On Chlorocystis Sarcophyci. A new endophytic alga. Murray's Phycol. Memoirs. 1893. **2.**
Wille, N., Studien über Chlorophyceen. Videnskabsselskabets Skrifter Math.-nw. Kl. 1900. Nr. 6.
Wright, E. P., On a new genus and species of unicellular algae living on the filaments of Rhizoclonium Casparyi. Transact. of the Roy. Irish Acad. **27.** p. 27.
—— On a new Genus and Species of unicellular algae etc. Transact. of the Roy. Irish Acad. 1881. **28.** Nr. 4.
—— On a new species of parasitic green alga belonging to the genus Chlorochytrium of Cohn. Transact. of the Royal Irish Acad. 1877. **26.** p. 355.

2. Protosiphonaceae.

Schon auf S. 25 berichteten wir, daß das alte Botrydium granulatum im Sinne von Rostafinski und Woronin mehrere Gattungen umfasse, deren eine nach Klebs das Protosiphon ist. *Protosiphon.*

Es handelt sich auch hier um eine Erdalge, die den feuchten Boden an Rändern von Tümpeln, Teichen usw. bevorzugt.

Hier bildet Protosiphon annähernd kugelige Köpfchen von grüner Farbe, welche einen meist unverzweigten, farblosen Wurzelfortsatz in den Boden senden. Wächst die Pflanze sehr dicht, so erscheint das Ganze einfacher, schlauchförmig (Fig. 110, *1*), mit grünem Ober- und farblosem Unterende. In Kulturen kamen sogar schwach verzweigte Formen zum Vorschein. Übergänge zwischen den verschiedenen Gestalten sind natürlich vorhanden. Der ganze, bisweilen 5 mm Durchmesser haltende Algenkörper ist nach der üblichen Ausdrucksweise eine große Zelle. Ein riesiger Saftraum wird von dem Plasma umgeben, welches die Kerne innen und ein großes, netzförmig durchbrochenes Chromatophor mit zahlreichen Pyrenoiden nahe an der Peripherie führt. Bei guter Ernährung sendet dasselbe starke Fortsätze in das Innere der Zelle vor.

Die Alge vermehrt sich durch Teilung; jüngere Zellen werden meist durch Querwände in 4—16 Tochterzellen zerlegt, deren jede zu einem Schlauche heranwächst. Ältere Zellen, mögen sie schlauch- oder kugelförmig sein, pflegen in der oberen Region (Fig. 110, *2*) seitlich auszusprossen. Die herausgetriebene Blase (*bl*) sendet einen Rhizoidfortsatz in das Substrat und wird schließlich abgegliedert. Der Prozeß kann sich wiederholen, die Pflänzchen bleiben oft zu Kolonien miteinander vereinigt.

Zellen fast jeder Form und jeden Alters können nun zur Bildung von Isogameten schreiten, deren Entstehung im einzelnen an anderer Stelle geschildert wird. Die Schwärmer entwickeln sich aus dem plasmatischen

Wandbelag (Fig. 110, *4*), während die Vakuolenwand unberührt bleibt, sie bewegen sich schon in der Mutterzelle sehr lebhaft und treten dann aus einer verquollenen Stelle der Wandung heraus. Die Produktion der Gameten wird nach Klebs am sichersten erzielt, wenn man Pflänzchen, welche auf feuchtem Substrat erzogen waren (Lehmkultur), in Wasser bringt; bei mittlerer Temperatur geht das sehr rasch vor sich, z. B. bei 20—26° in ca. drei Stunden. Die Schwärmer besitzen zwei Cilien und kopulieren rasch und lebhaft unter gewissen Bedingungen (z. B. in Lehmkultur unter Wasser bei Tageslicht). Die Zygoten umgeben sich mit Membran und werden zu sternförmigen, abgeflachten Körpern (Fig. 110, *8*, *9*), welche eine längere Ruheperiode mit Austrocknen usw. überstehen können.

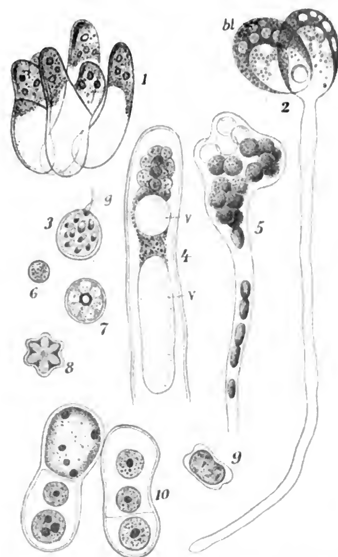


Fig. 110. *Protosiphon* n. Klebs. *1* Zellen bei dichtem Wuchs. *2* Zellen, welche isoliert wachsen, in Verzweigung begriffen. *3*, *4* Schwärmerbildung in verschieden alten Zellen. *5* Cysten z. T. entleert. *6* Parthenospore. *7* Keimling aus derselben. *8*, *9* Zygoten. *10* Cystenbildung.

Die Gameten brauchen aber nicht zu kopulieren, z. B. hindert sie daran Eintragen in einen Tropfen Nährlösung; außerdem ist eine Erwärmung auf 26—27° ein absolut sicheres Mittel, um die Kopulation zu hemmen. Die so behandelten Gameten gehen indes nicht zugrunde, sondern sie umgeben sich mit Membran und werden zu Parthenosporen, welche sofort von den Zygoten unterscheidbar sind durch ihre kugelrunde, nicht sternförmige Gestalt (Fig. 110, *6*).

Die Parthenosporen vermögen sehr bald zu neuen Pflänzchen auszuwachsen, indem sie sich einfach strecken und vergrößern (Fig. 110, *7*), die Zygoten aber bedürfen einer längeren Ruheperiode, sie bilden im Licht Öl usw., vertragen das Austrocknen sehr gut und keimen dann ebenfalls direkt wie die Parthenosporen, d. h. ohne vorgängige Schwärmerbildung unter einfacher Sprengung der äußeren Membranschichten.

In den soeben geschilderten Entwickelungsgang können nun noch Gebilde eingeschoben werden, welche man meistens als Sporen bezeichnete, wir wollen sie Cysten nennen. Dieselben entstehen in Pflänzchen verschiedensten Alters aus mannigfachen äußeren Ursachen, speziell bei Austrocknung des Substrats, bei intensiver Besonnung teils durch Wasser-

verlust, teils durch Temperatursteigerung usw. Sollen Cysten gebildet werden, so teilt sich der plasmatische Wandbelag je nach Größe der Mutterpflanze in eine stark wechselnde Anzahl von Ballen, welche sich gegeneinander abrunden und sich später mit Membran umgeben (Fig. 110, *5, 10*). Bei dieser Ballung wird nur wenig Vakuolenflüssigkeit in die Kugeln aufgenommen, dagegen geht reichliches Plasma mit einem Teil des Chromatophors und einer Anzahl von Kernen in dieselben ein. Gerade letztere Tatsache aber hindert mich, diese „Sporen" mit denjenigen anderer Algen, z. B. den Aplanosporen von Ulothrix, Draparnaldia usw. in eine Linie zu stellen; ich sehe in ihnen nur eingekapseltes Plasma, das keineswegs einer einzelnen Zelle mit einem Zellkern entsprechen muß. Deshalb wähle ich hier wie in anderen Fällen das Wort Cyste.

Diese haben je nach den äußeren Bedingungen ein verschiedenes Schicksal. In der Regel werden die Faktoren, welche ihre Bildung veranlaßten (Austrocknung, Besonnung) weiter wirken, dann erhalten die Cysten eine derbe Membran und füllen sich mit Reservesubstanz. So stellen sie Hypnocysten dar. Ist das Licht mäßig hell, so bleiben diese grün, ist es sehr intensiv, so färben sie sich durch Hämatochrom rot. Die fraglichen Körper vertragen längeres Austrocknen ohne weiteres, bei Benetzung aber bilden sie — ob rot oder grün — Gameten mit den normalen, oben erwähnten Eigenschaften.

Kommen die Cysten alsbald nach ihrer Bildung wieder in relativ günstige Bedingungen, so wachsen sie entweder direkt zu neuen Pflanzen aus, oder sie bilden auch auf dieser Stufe schon Schwärmer (Gameten).

Erscheint der Entwickelungsgang von Protosiphon auch ziemlich bunt, so ist für mich doch kein Zweifel, daß alle angegebenen Stufen tatsächlich zusammengehören. Es handelt sich eben um ein amphibisches Gewächs, und solche sind ja häufig weit labiler als andere Pflanzen.

Protosiphon in die Verwandtschaft der Protococcaceen zu bringen, hat bereits Klebs wohl mit Recht vorgeschlagen, sie an Phyllobium mit diesem Autor direkt anzuschließen, hindert mich die Einkernigkeit der einen, die Vielkernigkeit der anderen Form. Dagegen kann man sich wohl vorstellen, daß irgendwelche kugeligen Protococcen ihre Zellen vergrößerten, im Zusammenhang damit die Kerne vermehrten und das Chromatophor ausgestalteten, um endlich die farblosen Fortsätze als eine Anpassung an das Landleben zu entwickeln.

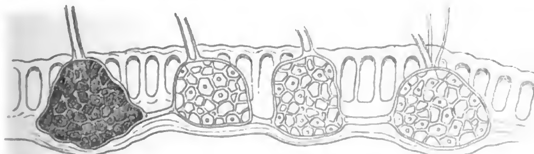


Fig. 111 n. Huber. *Blastophysa Rhizopus* im Gewebe von Enteromorpha.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Protosiphon hat die Blastophysa rhizopus (Fig. 111). Reinke entdeckte sie in der Ostsee auf Hildenbrandtia und Basalscheiben von Dumontia, Huber fand sie dann an den bretonischen Küsten in Enteromorpha compressa. Die Alge lebt zwischen den Zellen der genannten Tange, ohne diese wohl wesentlich zu schädigen. Sie besitzt annähernd isodia- *Blastophysa.*

metrische, oft fast kugelige grüne Zellen, welche nach außen Haare oder auch Haarbüschel entsenden. Die grünen Elemente sind meist durch farblose Zellen miteinander verbunden. Diese letzteren sind es auch, welche für Verbreitung der Alge im Gewebe des Wirtes sorgen. Die grünen Zellen entsenden nämlich helle Fortsätze, welche an der Spitze zu einer neuen großen Zelle anschwellen. Die farblosen Verbindungen können aber auch fehlen, dann erzeugen die großen Zellen durch Sprossung andere, welche im direkten Zusammenhange mit der Mutterzelle bleiben. Grüne und farblose Zellen sind durch Zellulosewände gegeneinander abgegrenzt. Die Zellen sind vielkernig, die Chromatophoren zahlreich, aber nur vereinzelte führen ein Pyrenoid (vgl. Kap. Chromatophoren). Die grünen Zellen können zahlreiche vierwimperige Zoosporen bilden.

An Blastophysa rhizopus Rke. schließen sich Bl. polymorpha Kjellman und Bl. arrhiza Wille an, beiden fehlen die hyalinen Verbindungsfäden und der zweiten Form auch die Haare.

Aus den vorliegenden Untersuchungen läßt sich kaum schließen, ob man Bl. arrhiza von Bl. rhizopus ableiten solle oder umgekehrt.

Endophytische Formen, wie die unserige, systematisch unterzubringen, ist natürlich schwer, wir sehen denn auch, daß Reinke sie zu den Cladophoreen stellt, Huber dagegen zu den Chaetophoreen; letzterem stimmt Wille zu, nachdem er früher den Anschluß bei Valonia gesucht hatte. Ich probiere es einmal mit den Protosiphoneen und der Leser mag entscheiden, wer Recht hat. Die Formen des Protosiphon (grüne Zellen durch farblose Fäden verbunden), welche Klebs in Kultur erhielt, scheinen für mich zu sprechen, ebenso die Vielkernigkeit. Ob die Haarbildung gegen meine Auffassung etwas beweist, lasse ich dahingestellt.

Erwähnt sei hier auch Weber van Bosse's parasitische Phytophysa Treubii, die wir unter den Parasiten ausführlicher behandeln. Ob sie zu Protosiphon in Beziehung steht, ist nicht so klar, vielleicht findet sie aber in dieser Familie vorläufig einen „Unterschlupf".

Will man eine Definition für die Familie der Protosiphonaceen geben, so ist das unter den obwaltenden Umständen nicht gerade leicht. Das Wichtigste an der ganzen Gruppe ist die Vielkernigkeit der großen Zellen, die Netz- oder Plättchenchromatophoren, die vielfache Neigung zur Bildung von farblosen Fortsätzen, welche neue grüne Zellen erzeugen. Eine eigentliche Zweiteilung von Zellen existiert kaum, dagegen eine Vermehrung durch Sprossung und eine ausgiebige Bildung von Schwärmern, die sich bei Protosiphon als Gameten erweisen.

Literatur.

Huber, J., Chaetophorées epiphytes et endophytes. Ann. sc. nat. bot. 7 sér. **4.** p. 16.
Klebs, G., Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Kjellman, Blastophysa polymorpha och Urospora incrassata. Bihang till kgl. svenska vetensk. Akad. Handlingar 1897. **23.** 3. Nr. 9.
Murray, G., On Halicystis and Valonia. Murray's Phycological Memoirs 1893. **2.**
Reinke, J., Atlas deutscher Meeresalgen. Taf. 23.
Rostafinski und Woronin, Über Botrydium granulatum. Bot. Ztg. 1877.
Weber van Bosse, A., Etudes sur des Algues de l'Archipel Malaisien. Ann. jard. bot. de Buitenzorg. 1890. **7.** p. 165.
Wille, N., Algologische Notizen. V. Blastophysa arrhiza. Nyt Magazin for Naturvidenskb. Kristiania 1900. **38.**

3. Halosphaeraceae.

Die Aufstellung der Protosiphoneen, die wir in den voraufgehenden Zeilen versuchten, wird mancher für ein Wagnis halten; noch mehr Zweifel wird es aber vielleicht erwecken, wenn ich hier Halosphaera, Eremosphaera und Excentrosphaera zusammenfasse. Aber bei der allgemeinen Unsicherheit, welche über die Gruppierung vieler Protococcales herrscht, scheint mir doch, ist jeder Versuch, der zu einer gewissen Ordnung in dieser Familie führt, zulässig.

Sind die Protosiphoneen Protococcen, welche an Landleben und Endophytismus angepaßt sind, so hat den Halosphaereen das Planktonleben seinen Stempel aufgedrückt.

Halosphaera.

Wir beginnen mit Halosphaera, die von SCHMITZ, dann von CLEVE und GRAN studiert wurde. Es handelt sich um genau kugelige Zellen (Fig. 112, *1*), welche bis $^1/_2$ mm Durchmesser erreichen und oft in großen Scharen schwebend die wärmeren Meere bevölkern, doch auch bis an die norwegischen Küsten vordringen.

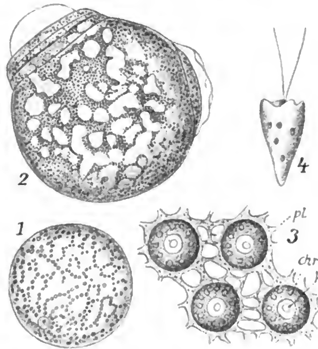


Fig. 112. *Halosphaera viridis* Schm. n. GRAN und SCHMITZ. *1* junge Kugel. *2* etwas ältere Zelle in Häutung begriffen. *3* Stück aus dem Plasmawandbelag während der Zoosporenbildung. *4* Schwärmer.

Die jüngeren Zellen haben einen wandständigen Zellkern und zahlreiche mehr oder weniger eckige Chromatophorenplatten; das alles liegt im Plasmabelag an der Wandung. Eine große Vakuole nimmt die Mitte ein. Die Membran ist von mäßiger Dicke; sie kann sich in zwei Schichten spalten, und wenn nun die äußere Lage aufreißt, tritt die Zelle, von der inneren Membranlamelle umgeben, heraus (Fig. 112, *2*). Dieser Vorgang kann sich nach GRAN schon an ziemlich jugendlichen Zellen vollziehen, nach SCHMITZ aber erst an älteren, und dann soll er mit der Zoosporenbildung in Zusammenhang stehen.

Diese beginnt mit Verschiebungen in den Plasma- resp. Chromatophorenmassen, sodaß netzige Anordnungen wie in Fig. 112, *2* zum Vorschein kommen; gleichzeitig teilt sich der Kern sukzedan in zahlreiche Tochterkerne und diese ordnen sich endlich in gleichen Abständen im Wandbelag an. Um jeden Kern sammelt sich dann reichlich Plasma und führt Chromatophoren in dichten Massen herbei. So entsteht das Bild Fig. 112, *3*; jeder der hell erscheinenden Zellkerne ist von einer dichten, dunklen Lage von Chlorophyllkörpern umgeben. Diese Haufen sind aber noch durch farblose Plasmafäden verkettet.

Nunmehr reißt der Plasmawandbelag (die Stränge) zwischen den grünen Massen vollends langsam auseinander. Wir erhalten halbkugelige Zellen, welche der Gesamtmembran anliegen. Aus diesen gehen durch weitere Zweiteilung Schwärmer hervor, die dann durch eigenartiges Aufreißen der Kugel ins Wasser gelangen. Die Schwärmer haben (Fig. 112, *4*) umgekehrte Kegelform. Die

Grundfläche des Kegels erscheint gezähnt; sie trägt in der Mitte auf einem Höckerchen die beiden Geißeln. Wie sich hier die Chromatophoren verhalten, wird nicht angegeben.

Man sieht leicht, daß nicht bloß die Form der Schwärmer, sondern auch deren Ausbildung eine vom üblichen abweichende ist. Man möchte fast an Pyramimonas u. a. denken.

Über das Schicksal der Schwärmer ist nichts bekannt.

CLEVE fand nun Gebilde, welche er Aplanosporen nennt, auch OSTENFELD und GRAN sahen dieselben, doch äußert sich besonders der letztere Autor noch sehr zurückhaltend.

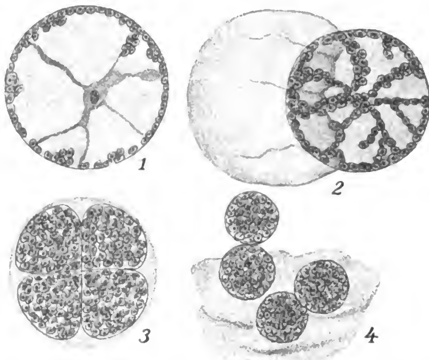


Fig. 113. *Eremosphaera* n. MOORE. *1* vegetative Zelle im Durchschnitt. *2* Häutung derselben. *3*, *4* Bildung und Entleerung der Tochterzellen.

Möglicherweise sind jene Aplanosporen gleichwertig mit den unbeweglichen *Eremosphaera.* Fortpflanzungszellen der Eremosphaera viridis, die, nachdem sie DE BARY entdeckte, von CHODAT und MOORE bearbeitet wurde. Die Alge lebt im Süßwasser, sie stellt große unbewegliche Kugeln mit einer meist dünnen Membran dar, die sich freilich unter gewissen Umständen erheblich verdicken kann. Der Kern (Fig. 113, *1*) ist in der Zellmitte suspendiert, an der Wandung liegen in bekannter Weise pyrenoidführende Chlorophyllkörper (Fig. 113, *1*), deren Form von den Autoren etwas verschieden angegeben wird.

Die große Zelle kann sich häuten (Fig. 113, *2*) wie diejenige von Halosphaera, außerdem vermehrt sie sich durch unbewegliche Tochterzellen (Fig. 113, *3*, *4*), die durch Aufreißen der Membran frei werden (Fig. 113, *4*). Es können zwei oder vier solcher Gebilde entstehen. Ob sie den Zoosporen von Halosphaera gleichwertig sind, ist sehr unsicher, und deshalb mag ich sie auch nicht als Aplanosporen bezeichen.

Die kleinen Zellen können zu Ruhezellen werden.

Mehr fand MOORE nicht; CHODAT gab Palmellastadien und Zoosporen an, da er aber neuerdings hinter dieselben selbst ein Fragezeichen setzt, bleibt die Sache sehr zweifelhaft.

MOORE's Excentrosphaera erinnert sehr an Eremosphaera; sie bildet aber bei der Fortpflanzung zahlreiche unbewegliche Zellen (Aplanosporen?). *Excentrosphaera.*

Will man zum Schluß die Halosphaeraceen charakterisieren, so würde man sagen müssen: kugelige Planktonalgen von erheblicher Größe mit einem Kern und zahlreichen Chromatophoren in der dünnwandigen Zelle. Diese kann sich häuten. Fortpflanzung durch Schwärmer oder unbewegliche Zellen, noch ungenügend bekannt.

Literatur.

CHODAT, R., Über die Entwickelung der Eremosphaera viridis de By. Bot. Ztg. 1895. **53.** p. 137.

—— Algues vertes de la Suisse 1901.

CLEVE, P. T., Om Aplanosporer hos Halosphaera. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1898. Nr. 1.

GRAN, H. H., Das Plankton des norweg. Nordmeeres. Rep. on Norw. Fishery- and Marine-Investigation 1902. **2.** Nr. 5.

MOORE, G. Th., New or little known unicellular Algae. II. Eremosphaera viridis and Excentrosphaera. Bot. Gaz. 1899. **32.** p. 309—325.

SCHMITZ, Halosphaera. eine neue Gattung grüner Algen aus dem Mittelmeer. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1878. **1.** p. 67.

4. Scenedesmaceae.

Unter diesem Namen fasse ich kosmopolitische Süßwasseralgen zusammen, die zum Teil zu den Protococcaceen (z. B. von CHODAT), zum Teil auch zu den Pleurococcaceen (u. a. von WILLE) gerechnet werden. Ich wähle jenen Namen, weil ich den „guten alten“ Pleurococcus vulgaris Meneghini und seine nächsten Verwandten ausschließe. Dieser nämlich ist durch die neueren Untersuchungen ins Wanken geraten und paßt weder vermöge des Zellenbaus noch vermöge der Fortpflanzung in unsere Familie, nach der Umgrenzung wenigstens, welche ich ihr geben möchte. Es handelt sich hier für mich um Gattungen, die sich ontogenetisch oder phylogenetisch auf kugelförmige Zellen zurückführen lassen; diese Zellen haben das Glockenchromatophor der niederen Protococcaceen, sie unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß sie stets nur unbewegliche Fortpflanzungszellen entwickeln, welche frei in der Mutterzelle entstehen.

Eine der niedersten Formen ist BEYERINCK's Chlorella. Zu dieser Gattung rechne ich auch die Arten, welche ARTARI in seiner sorgfältigen Arbeit als Pleurococcus conglomeratus, regularis, Beyerinckii usw. bezeichnet; Pl. miniatus mit CHODAT wegen des mangelnden Pyrenoides auszuscheiden, erscheint nicht unbedingt notwendig. *Chlorella.*

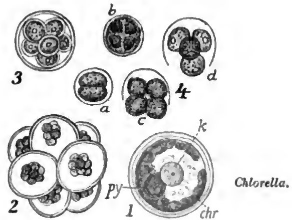


Fig. 114. *1* Zelle von *Coelastrum proboscideum* n. SENN. *2, 3 Chlorella conglomerata* (Pleurococcus congl.). *4 Chlorella miniata* (Pleurococcus, Palmellococcus m.) n. ARTARI in verschiedenen Stadien der Aplanosporenbildung. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid. *k* Kern.

Der Entwickelungsgang der Chlorellen ist nach den übereinstimmenden Angaben von

Artari, Grintzesco u. a. ein sehr einfacher. Die Zellen haben alle Kugelform, sie besitzen das krugförmige, fast kugelige Chromatophor, welches wir bereits für Protococcaceen schilderten, mit Pyrenoid an der der Kragöffnung abgekehrten Seite (vgl. Fig. 114, *1*). Der Zellkern liegt in der Zellmitte. Die Fortpflanzung erfolgt durch sukzessive Zweiteilung (Fig. 114, *4*). Die Tochterzellen umgeben sich rasch mit eigener Membran, sie liegen also völlig frei in der alten Zellhaut, entstehen ohne jede Verbindung mit dieser. Sie werden frei durch Aufreißen und Abstreifen (Fig. 114) oder aber durch sehr frühzeitige Verquellung und Zerstörung der Muttermembran (Fig. 115).

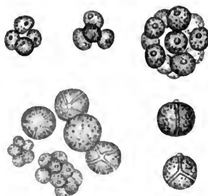


Fig. 115. *Chlorella regularis* (Pleurococcus reg. Art.) n. Artari. Aplanosporenbildung.

Man sieht, daß die Entstehung der Tochterzellen genau mit der Zoosporenbildung bei Chlorococcum, Chlorochytrium usw. übereinstimmt, und deshalb glaube ich, es liegen hier auch einfach reduzierte Zoosporen — Aplanosporen vor. Solche werden ja ohnehin gelegentlich in der anderen Gruppe gebildet, und wenn Chlorella allein dastände, würde ich sie anstandslos den Protococcaceen einreihen. Es geht aber von ihr eine Reihe spezifischer Formen aus, die man besser in eine besondere Familie bringen dürfte, eben mit Chlorella als Anfangsglied.

Die Chlorellen können bei Eintrocknung des Substrats Dauerzellen (Akineten) von bekannter Form bilden.

Schizochlamys. Schizochlamys gelatinosa A. Braun ist mit Chlorella wohl nahe verwandt. Die Zellen von bekanntem Bau — ein Pyrenoid freilich ist unsicher — teilen sich in zwei oder vier Teile und zersprengen dann unter Gallertbildung die Muttermembran (Fig. 116) in zwei oder vier Stücke. Auch bei einzelnen Zellen wird die Sprengung beobachtet. Dieser Vorgang erinnert an Coelastrum (s. unten). Obschon Schizochlamys-ähnliche Zustände bei Fadenalgen usw. vorkommen, ist doch nicht erwiesen, daß nicht auch eine echte Schizochlamys existierte. Ob man Palmophyllum, fast den einzigen Meeresbewohner unter den Scenedesmaceen, hier anreihen darf, lasse ich dahingestellt. Dasselbe bildet mehrere Zentimeter große, gerundete und gelappte Thallome auf Kalkalgen usw. — zusammengesetzt aus Einzelzellen, die durch Gallerte zusammengehalten werden.

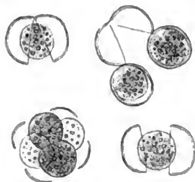


Fig. 116. *Schizochlamys gelatinosa* n. Al. Braun.

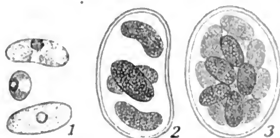


Fig. 117. *Nephrocytium* n. Nägeli. *1* Einzelzellen in verschiedener Stellung. *2, 3* Vermehrung derselben.

Einen Schritt vorwärts in der Ausbildung eigenartiger Zellen tut NÄGELI's Nephrocytium (Fig. 117, *2—3*). Die Einzelzellen sind nierenförmig, lassen aber nach NÄGELI's Zeichnungen sofort erkennen, daß das Glockenchromatophor nur wenig abgeändert wurde. Vermehrung erfolgt durch 2—4—16 unbewegliche Tochterzellen, welche lange von der Muttermembran zusammengehalten werden und schon in dieser die normale Ausbildung fast erlangen (Fig. 117, *3*). *Nephrocytium.*

Nephrocytium führt hinüber zu Scenedesmus (Fig. 118), einer Gattung, die in der Lehre vom Pleomorphismus (s. unten) eine Rolle gespielt hat, denn von MEYEN bis auf CHODAT sind ihm allerlei Formen angedichtet worden, die ihm nicht zugehören. Erst durch die Arbeiten von BEYERINCK und SENN sind die Dinge geklärt, und mit diesen beiden Autoren stimmt auch CHODAT's Schüler GRINTZESCO in den wesentlichsten Punkten überein; er hält nur CHODAT's Angabe aufrecht, (wohl mit Recht), wonach Dactylococcus-ähnliche Formen in den Entwickelungskreis des Scenedesmus hineingehören. Die Historie vom Scenedesmus acutus (Fig. 118) ist heute ziemlich einfach. *Scenedesmus.*

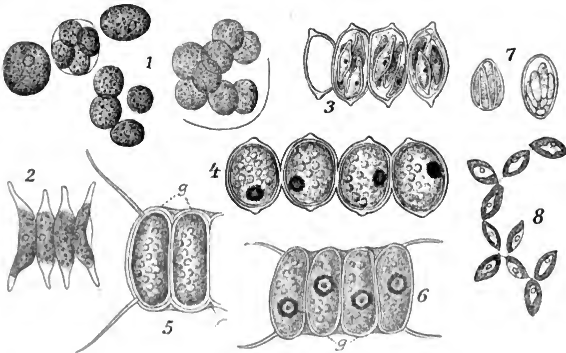


Fig. 118. *1 Scenedesmus acutus*, Kugelzellen n. BEYERINCK. *2* ders., normale Kolonie. *3, 4* ders., z. T. in Vermehrung begriffen, n. SENN. *5, 6 Scen. caudatus* n. SENN. *7, 8* Sog. *Dactylococcus* n. ARTARI. *g* Gallerte.

Vier (bisweilen auch acht) an den Enden ausgezogene Zellen sind in einer Ebene (bandartig) zu einer Kolonie lose vereinigt (Fig. 118, *2*). Neue Kolonien entstehen durch Teilung des Plasmainhaltes in allen Zellen, die Wand der Mutterzelle bleibt davon wieder völlig unberührt. Die erste Teilungsebene steht senkrecht zur Längsrichtung der Zellen. Später treten Verschiebungen ein und die jungen Zellen liegen (Fig. 118, *3*) mit der Längsachse parallel zu derjenigen der Mutterzelle. Nachdem sie eigene Membranen erhalten haben, treten sie unter Aufreißen der alten Wandung aus. Unter gewissen Bedingungen, welche die vorgenannten Autoren allerdings etwas verschieden angeben, kommen die Scenedesmuszellen einzeln zum Vorschein und leben einzeln weiter. Unter anderen Umständen aber

wird schon in der Mutterzelle der normale Kolonialverband hergestellt und die Jungen schlüpfen vereint aus. Darüber sind alle Autoren einig. GRINTZESCO gibt aber noch an, daß bei bestimmter Kultur eine Kettenverbindung zustande kommt, wie sie Fig. 118, *8* wiedergibt. Das wäre an sich kaum bedeutungsvoll, ist doch bei den Diatomeen eine Auflösung der Bänder zu Zickzackketten nicht gerade selten. Allein GRINTZESCO schließt nun, daß die alte Gattung Dactylococcus aufzuheben und mit Scenedesmus zu vereinigen sei. Ich zweifle zwar nicht, daß die in Rede stehenden Stufen bei Scenedesmus vorkommen können, aber es wäre doch wohl noch einmal zu prüfen, ob es daneben nicht spezifische Dactylococcen gibt.

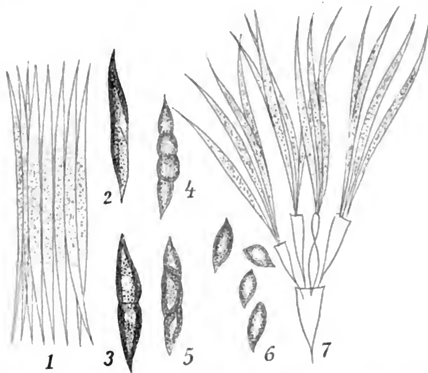


Fig. 119. *1 Raphidium fasciculatum* n. CHODAT. *2—6 R. Braunii* n. ARTARI in verschiedenen Teilungsstadien. *7 R. Braunii* n. CHODAT.

Trotz der abweichenden Umrisse läßt sich der Zellenbau der Scenedesmen auf den von Chlorella zurückführen, speziell das Glockenchromatophor ist leicht erkennbar; es lassen sich aber auch in der Kultur, wie BEYERINCK, SENN und GRINTZESCO nachwiesen, Chlorella-ähnliche Zellen erzeugen, welche sich, wie die genannte Form, durch unbewegliche runde Zellen vermehren (Fig. 118, *1*). Übergänge zwischen runden und spitzen Zellen sind nicht selten, sie ergeben sich schon aus Fig. 118, *3*, *4*. Solche Veränderungen werden nach SENN durch Sauerstoffzufuhr bedingt, GRINTZESCO widerspricht dem.

Dieser Forscher erhielt außerdem in Kulturen ganz abenteuerliche Zellformen, die sicher abnorm sind. Mit einem Polymorphismus der Alge haben sie nichts zu tun.

Ob man überhaupt von einem solchen reden dürfe, ist mir zweifelhaft. Die Kugelzellen bedeuten einen Rückschlag, wie er besonders bei Algen häufig ist, das „Dactylococcus-Stadium“ ist meiner Meinung nach eine geringe Wachtumsmodifikation.

Wir sprachen bislang von Scenedesmus acutus; Sc. caudatus verhält sich ähnlich, doch isolieren sich hier die Zellen nur schwer, auch nehmen sie kaum jemals vollständige Kugelgestalt an. Die letztgenannte Art zeigt nun auch Gallertbildung. Die Zellen besitzen jede eine dünne Zellulosemembran, welcher die Gallerte außen aufgelagert ist, die hier (nach SENN) durch Verquellen der peripheren Wandschicht entstehen dürfte. Die Gallerte sorgt für den Zusammenhalt der Kolonie und bildet dazu die Borsten, welche meist paarweise den Zellen ansitzen (Fig. 118, *6*). Sind auch in der Regel nur die beiden Endzellen einer Kolonie „behaart", so können die Borsten doch auch an den mittleren Zellen auftreten.

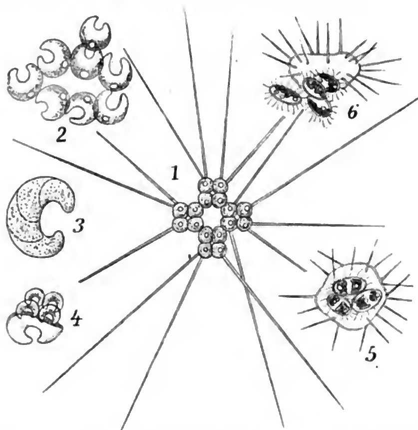


Fig. 120. *1 Richteriella (Golenkinia) botryoides* n. SCHROEDER. *2—4 Kirchneriella lunaris* n. CHODAT. *5, 6 Chodatella Echidna* n. BOHLIN.

An Scenedesmus schließt man gewöhnlich Raphidium an (Fig. 119). Dasselbe bildet lange spindelförmige Zellen mit bandförmigem Chromatophor (ohne Pyrenoid). Die Zellen teilen sich nach ARTARI und älteren Autoren sukzedan der Quere nach in vier Tochterzellen (Fig. 119, *3*, *4*). Später finden Verschiebungen statt, die Zellen werden spindelförmig und fallen dann vollends auseinander (Fig. 119, *6*), oder sie werden zu Bündeln vereinigt (Fig. 119, *1*), oder endlich, sie bleiben mit einem Ende in der aufgerissenen Muttermembran stecken und bilden auf diese Weise „Kolonien" (Fig. 119, *7*), besonders, wenn sich der Vorgang wiederholt. *Raphidium.*

Dauerzellen von der Form kurzer Spindeln sind beobachtet, und außerdem gibt CHODAT die Bildung von kugeligen Zellen (Aplanosporen) an, wie bei Scenedesmus.

Mit den erwähnten Gattungen ist die Mannigfaltigkeit der Scenedesmaceen kaum angedeutet, es gibt noch zahlreiche Genera, die wir hier nicht wohl

besprechen können. CHODAT hat sie hübsch zusammengestellt (auch die Literatur) und abgebildet. Es handelt sich fast ausschließlich um Algen des Süßwasserplanktons, die erst in jüngster Zeit von CHODAT, LEMMERMANN, SCHROEDER, LAGERHEIM, BOHLIN, SCHMIDLE, PINARD u. a. beschrieben worden sind. Ihrer Lebensweise gemäß sind sie häufig mit Fortsätzen, Stacheln usw. versehen. In Fig. 120 ist eine Auswahl dieser Formen zusammengestellt, die einer Erläuterung kaum bedarf.

Coelastrum. Eine typische Planktonalge ist zweifellos Coelastrum, das u. a. SENN einer sorgfältigen Prüfung unterzog. Wie der Name sagt, sind hier einzelne Zellen zu Hohlkugeln vereinigt. Der Zusammenhalt erfolgt bei Coel. proboscideum Bohlin dadurch, daß die Zellen mit armförmigen Fortsätzen

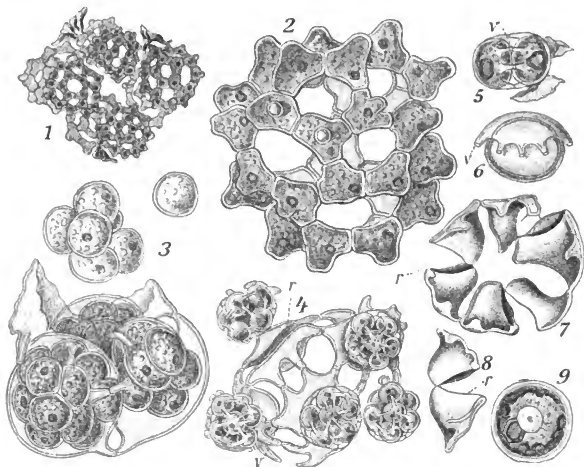


Fig. 121 n. SENN. *1, 2 Coelastrum proboscideum* Bohl. *3 Coel. reticulatum* Senn, isolierte Zellen abgebend. *4* dass.; junge Kolonien, welche aus dem Riß (*r*) hervorgetreten sind. *5* dass.; zweizellige Kolonie, zeigt die Verbindungsfäden (*v*). *6* dass.; Zelle losgerissen, *v* Verbindungsfäden. *7, 8* dass.; leere Zellhäute, welche deutlich den Öffnungsriß (*r*) zeigen. *9 Coelastrum proboscideum*; Einzelzelle.

aufeinander stoßen (Fig. 121, *1, 2*), dagegen besorgen bei Coel. reticulatum (Dang.) Senn (Hariotina vgl. CHODAT u. HUBER) eigenartige Gallertfortsätze auf der Zellwand die Verbindung (Fig. 121, *3—6*). Wie bei Scenedesmus findet sich auch bei Coelastrum eine Zellulosemembran, welcher außen mehr oder weniger dicke Gallerte aufliegt. Diese ist bei Coel. reticulatum, wie Fig. 121, *6* leicht erkennen läßt, an einer bestimmten Zone der Zelle (annähernd in deren Mitte) zu einem Strahlenkranz ausgezogen. Der Zusammenhalt der Kolonie kommt dann dadurch zustande, daß die Gallertstrahlen verschiedener Zellen aufeinander stoßen. Das dürfte am

leichtesten aus Fig. 121, *5* ersichtlich sein, wo nur zwei Zellen auf diese Weise verbunden werden. In größeren Kolonien muß natürlich die Gallertverbindung nach allen nebenliegenden Zellen der Hohlkugel hergestellt werden (Fig. 121, *3*, *4*).

Die einzelnen Zellen einer Kolonie haben den für Chlorella geschilderten Bau (Fig. 121, *9*). In den Kolonien sind sie so orientiert, daß das pyrenoidführende Ende nach außen schaut, die Öffnung des Krugchromatophors aber nach innen (Fig. 121, *3*, *5*).

Die Fortpflanzung von Coelastrum erfolgt durch Teilung einer Zelle in 2—16 und mehr Tochterzellen, welche auch hier unbeweglich aber frei in der Mutterzelle liegen und aus dieser austreten. Der Austritt erfolgt durch einen Riß (121, *3*), welcher u. a. bei Coel. reticulatum senkrecht zu dem Strahlenkranze der Gallerte erfolgt. Die alte Zellmembran klappt nach außen hin auf (Fig. 121, *4*, *7*, *8*). Da die jungen Kolonien häufig an der Mutterzelle hängen bleiben, entstehen auf diese Weise ganze Klumpen verschieden alter Coenobien (Fig. 121, *4*).

Vom Sauerstoffgehalt des Kulturmediums hängt es nun nach SENN ab (vgl. Scenedesmus), ob die aus den Mutterzellen austretenden Gruppen von Tochterzellen isoliert werden, oder ob sie als Kolonie im Zusammenhang bleiben. Sauerstoffmangel bedingt Koloniebildung, O-Reichtum Zerfall in einzelne runde Zellen, welche von einzeln lebenden anderen Protococcoideen kaum zu unterscheiden sind. Am einfachsten liegt die Sache bei Coel. reticulatum, hier werden im einen Falle die Gallertarme gut entwickelt, im anderen fehlen sie und dann müssen natürlich die austretenden Zellen den Zusammmenhang verlieren (Fig. 121, *3*).

Zu einer Dauerzelle kann sich jede einzelne Zelle umwandeln, das ist hier fast selbstverständlich.

Wir erwähnen hier noch Selenosphaerium, das nach CHODAT zu Sorastrum (NÄGELI, DE LA RUE u. a.) gehört. BOHLIN beschreibt, wie zahlreiche etwa halbmondförmige Zellen durch Gallertfüße vereinigt werden, welche von einem gemeinsamen Zentrum ausstrahlen.

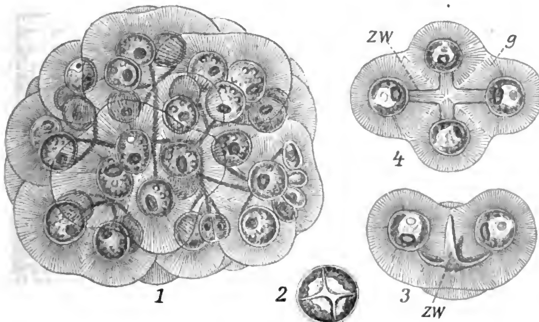


Fig. 122. *Dictyosphaerium pulchellum* n. SENN. *1* Ältere Kolonie. *2* Zelle in Teilung. *3* Gruppe von vier Zellen, seitlich. *4* dass. von oben. *g* Gallerte. *zw* Alte Zellwand kreuzförmig gespalten.

Dictyosphaerium. Vielleicht kann man an solche Formen das Dictyosphaerium anreihen, über welches BORZÌ, ZOPF, MASSEE, CHODAT und besonders SENN berichtet haben.

Dasselbe bildet mehr weniger große, fast kugelige Kolonien. In diesen sind die einzelnen Zellen von dicker Gallertmasse umgeben und außerdem durch Stränge miteinander verbunden (Fig. 122, *1*).

Die einzelne Zelle hat den Bau der Chlorellen. Die Gallerte zeigt nach SENN, dem ich überhaupt hier folge, feinradiale Streifung (Fig. 122), läßt aber keine Prismen oder Stäbchen erkennen. Sie wird von der Zelle ausgeschieden, nachdem die eigentliche Membran bereits gebildet war.

Die Verbindungsstränge werden aus der Entwickelung der Kolonie leicht verständlich. Die Mutterzelle teilt sich fast immer in vier, niemals in mehr Tochterzellen (Fig. 122, *2*). Diese werden dadurch frei, daß die Mutterzellmembran durch zwei über Kreuz gestellte Risse in vier Lappen zerfällt, welche nur noch an einer mittleren Stelle sternförmig zusammenhängen. Die vier Tochterzellen hängen locker an den Spitzen des Sternes und werden durch ihre inzwischen gebildete Gallerte auseinander gedrängt (Fig. 122, *3*, *4*). Mit diesem Prozeß kombinieren sich bald andere Verschiebungen, Drehungen der Sternstrahlen, sowie der an ihnen hängenden Zellen, die hier nicht weiter ausgeführt werden können und brauchen. Schließlich resultiert (Fig. 122, *4*) eine tetraedrische Anordnung der Tochterzellen, falls in der Kolonie Platz genug ist. Der Zusammenhang der größeren Kolonien wird in erster Linie durch den Schleim bedingt, weniger durch die Zellwandstrahlen. Auch hier hängt die Größe der Kolonien von Sauerstoffzufuhr und ähnlichen äußeren Bedingungen ab.

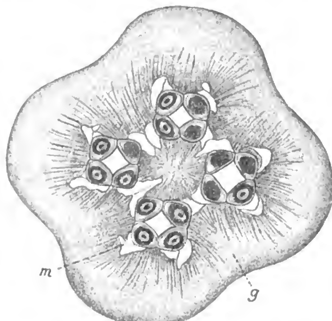


Fig. 123. *Staurogenia Lauterbornii* Schmidle. *g* Gallerte, *m* Reste der mütterlichen Zellwand.

Anderweite Fortpflanzung ist von SENN, trotz wiederholter Kultur, nicht nachgewiesen worden, und danach wäre man trotz mancher Abweichungen wohl noch berechtigt, die Alge zu den Scenedesmaceen zu zählen. Allein MASSEE und ZOPF behaupten Zoosporen dieses Pflänzchens gefunden zu haben, deshalb muß eine definitive Entscheidung wohl von weiteren Untersuchungen und guten Kulturen abhängig gemacht werden.

Crucigenia. Dasselbe läßt sich auch von der Crucigenia (Staurogenia) sagen, die ich bis auf weiteres für verwandt mit Dictyosphaerium halte. CHODAT, SCHMIDLE, SCHROEDER u. a. geben Auskunft über dieselbe, speziell über die in Fig. 123 abgebildete Cr. Lauterbornii. Sie bildet Platten, welche in der Hauptmasse aus Gallerte bestehen; in letztere zu vieren eingelagert sind grüne, etwas gekrümmte Zellen, an welchen jeweils noch Fetzen der Muttermembranen (*m*) hängen. Daraus läßt sich mit einiger Sicherheit auf die Entstehung der Vierergruppen schließen. Weiteres ist nicht bekannt.

Eine etwas primitivere Form ähnlicher Art ist vielleicht CHODAT's Hofmannia. Ich empfehle weitere Prüfung dieser Gruppe.

Anhang.

Da ich für einige einzellige Formen keinen halbwegs sicheren Platz im System zu finden weiß, erwähne ich sie hier.

1. Porphyridium cruentum (NÄGELI, ARTARI u. a.). Die Zellen sind in eine strukturierte Schleimmasse eingebettet, zu einem ein- bis zweischichtigen Lager vereinigt. Sie enthalten einen Kern und ein sternförmiges Chromatophor. Dasselbe führt im Zentrum ein Pyrenoid. Vermehrung durch wiederholte Zweiteilung. Die Farbe ist meistens ein dunkles Rot bis Violett, das nach PHIPSON nicht von Phycoerythrin herrührt. *Porphyridium.*

2. Blaugrün ist Glaucocystis Nostochinearum Itzigsohn (Hieronymus, Bohlin). Die Zellen besitzen einen deutlichen Kern, die Chromatophoren sind stabförmig, gebogen und strahlen meist von einem Punkte aus, doch zerfallen sie vor der Teilung in kürzere Stücke. Vermehrung durch Bildung von vier bis acht, event. auch von mehr Tochterzellen, welche frei in der Muttermembran liegen. *Glaucocystis.*

Eine gewisse Ähnlichkeit der Glaucocystis ist mit der grünen Oocystis Näg. (vgl. CHODAT) gegeben, welche man meistens den Scenedesmaceen einreiht wegen ihrer Vermehrung. Sie hat aber nicht ein, sondern viele Plättchenchromatophoren.

Dieser Gattung dürfte dann auch die im Schleim von Cyanophyceen lebende Pilidiocystis Bohlin nahe stehen. CHODAT reiht die beiden letzten Genera in seine Protococcaceen ein. Ich warte weiteres ab.

Literatur.

ARTARI, AL., Untersuchungen über Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892. Auch: Bull. soc. impér. des naturalistes de Moscou 1892.

BEYERINCK, W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien usw. Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 725.

BOHLIN, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1897. Nr. 9., S. 507.

—— Algen der 1. REGNELL'schen Expedition. I. Protococcoideen. Bihang till. K. sv. Vet. Akad. Handl. 1897. **23,** 3. Nr. 7.

BORZI, A., Dictyosphaerium Naeg. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 248.

BRAUN, AL., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849.

CHODAT, R., Golenkinia genre nouveau des Protococcoidées. Journ. de bot. 1894. **8.** p. 305.

—— Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l'Herb. Boiss. 1894. **2.** p. 505.

—— Sur le genre Lagerheimia. N. Notarisia 1895. **2.** p. 86.

—— Étude de Biologie lacustre. Bull. de l'Herb. Boiss. 1897. **5.** p. 296.

—— Sur trois genres nouveaux de Protococcoidées et sur la florule planktonique d'un étang du Danemark. Bull. de l'Herb. Boiss. 1900. Nr. 17. p. 1—10.

—— Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.

—— et MALINESCO, O., Sur le polymorphisme du Scenedesmus acutus. Bull. de l'Herb. Boiss. 1893. **1.** 184.

—— —— Sur le polymorphisme du Rhaphidium Braunii et du Scenedesmus caudatus. Das. 1893. **1.** p. 640.

—— et HUBER, Sur le développement de l'Hariotina Dang. Bull. soc. bot. de France 1894. **41.** p. CXLII.

GRINTZESCO, J., Recherches expérimentales sur la morphologie et la physiologie de Scenedesmus acutus Meyen. Bull. de l'Herb. Boiss. 1902. 2e sér. **2.** p. 217—265, 406-430.

—— Contribution à l'étude des Protococcacées. Chlorella vulgaris. Rév. gén. bot. **15.** p. 5—26.

HIERONYMUS, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. I. Glaucocystis Nostochinearum Itzigs. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1892. **5.** p. 461.

Lagerheim, G. v., Bidrag till Kännedom. om Stockholmstractens Padiastreer, Protococcaceer etc. Öfversigt af K. sv. Vetensk. Akad. Förhandl. 1882. Nr. 2.
Lemmermann, E., Beitrag zur Kenntnis der Planktonalgen, I. Hedwigia 1898. **37.** p. 303.
— Verschiedene Abhandlungen in Ber. d. d. bot. Ges. 1900 u. 1901. **18.** u. **19.**
Massee, G., Life-history of a stipitate freshwater alga. Journ. of Linn. soc. London 1891. **27.** p. 457.
Nägeli, Gattungen einzelliger Algen 1847.
Penard, E., Phytelios loricata une Protococcacée nouvelle. Bull. de l'Herb. Boiss. 2e sér. **1.** p. 677—682.
Phipson, Sur la matière colorante du Palmella cruenta. Comptes r. 1878. **89.** p. 316 u. 1078.
Rue, de la, Sur le développement de Sorastrum Kg. Ann. sc. nat. bot. 1873. 5me sér. **17.** p. 400.
Schmidle, W., Beiträge zur Kenntnis der Schweizerflora. Rhodoplax Schinzii Schmidle et Wilhelm, ein neues Algengenus. Bull. de l'Herb. Boiss. 1901. 2e sér. **1.** p. 1007—13.
— Beiträge zur Algenflora des Schwarzwaldes. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1893. p. 15.
— Algolog. Notizen V. Kneuckers Allg. bot. Zeitschr. 1897. p. 107.
— Über drei Algengenera. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1901. **19.** p. 10.
Schroeder, B., Über das Plankton der Oder. Das. 1897. **15.** p. 482.
— Planktonpflanzen aus Seen von Westpreußen. Das. 1899. **17.** p. 156.
Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899. **47.** p. 40.
Zopf, W., Über die eigentümlichen Strukturverhältnisse und den Entwickelungsgang der Dictyosphaeriumkolonien. Beitr. z. Phys. u. Morph. nied. Organismen aus d. Krypt. Lab. d. Univ. Halle. Leipzig 1893. 3. Heft.

5. Hydrodictyaceae.

Zur Familie der Hydrodictyaceen zähle ich nur Hydrodictyon, Pediastrum und Euastropsis (Lagerheim); unbewurzelte Schwebealgen des Süßwassers, von denen die erste Gattung kosmopolitisch, die zweite auf Europa und Amerika beschränkt ist, während die dritte vorläufig nur an wenigen Orten beobachtet wurde.

Hydrodictyon (von Pringsheim, Klebs, Artari, Timberlake u. a. in neuerer Zeit studiert) ist seit Ende des 17. Jahrhunderts den Botanikern bekannt (vgl. Artari) als ein schlauchförmiges, geschlossenes Netz von erheblicher Größe (bis 10—20 cm Länge). Das Netz wird durch recht große, bis 1 cm lange zylindrische Zellen gebildet, welche zu drei bis vier an ihren Enden zusammenstoßen und entsprechend große Maschen zwischen sich lassen. Fig. 124, *1*, *2*, gibt ein Bild davon.

Im Gegensatz dazu bildet Pediastrum (Braun, Cohn, Askenasy) relativ kleine, einschichtige Scheiben, deren Randzellen meistens Fortsätze tragen (Fig. 125). Die Zellen schließen eng zusammen oder lassen mäßig große Lücken zwischen sich.

Euastropsis ist nur zweizellig, die Zellen hängen mit einer geraden Kante zusammen, an den freien Enden sind sie mit zwei Fortsätzen versehen.

Betrachten wir den Aufbau der vegetativen Zellen, so ergibt sich, daß die Membran aus einer inneren Zellulose- und einer dünneren äußeren Kuticula-ähnlichen Schicht besteht.

Im Innern liegt eine große Zentralvakuole und im Wandbelag findet sich bei Hydrodictyon ein großes mantelförmiges Chromatophor vom Netztypus der Oedogonien, mancher Chladophoren usw. (S. Kap. Chromatophoren.) Bei mangelhafter Ernährung sind nach Klebs die Maschen des Netzes sehr weit, die Chlorophyllstreifen schmal, bei guter Ernährung dagegen

werden diese breit, und schließlich kann der Habitus eines Netzes ziemlich verloren gehen, weil in dem grünen Zylinder nur noch relativ enge Spalten und Löcher übrig bleiben. Von Interesse ist die weitere Wahrnehmung, daß sehr gut ernährte Zellen im Innern des ursprünglichen Chromatophornetzes noch ein zweites ausbilden, welches dem ersten parallel liegt und mit ihm durch Netzfasern verbunden ist, ja es können noch weitere Komplikationen eintreten, bezüglich deren ich auf KLEBS verweise.

Das Chromatophor von Hydrodictyon beherbergt zahlreiche Pyrenoide, dasjenige von Pediastrum weist, wie es scheint, nur ein solches Organ auf, im übrigen herrscht über das Chromatophor der letzteren Gattung im erwachsenen Zustande keine volle Klarheit. In beiden Fällen tritt neben der Pyrenoid- noch reichliche Stromastärke auf (siehe Kap. Ernährung).

In ganz jungen Netzzellen von Hydrodictyon zeigt das ursprünglich plattenförmige Chromatophor, das schon sehr zeitig ein Pyrenoid erkennen läßt, nach ARTARI sehr bald lappige Umrisse, einzelne Lappen konvergieren und verwachsen miteinander. So resultiert eine Art Gürtel in der Zellmitte, etwa wie bei Sphaeroplea, und von diesem erstrecken sich dann Auswüchse in der Richtung der Zellenlängsachse, welche sich seitwärts unter Vermittelung kleinerer Fortsätze netzig vereinen. Auch bei Pediastrum sah ASKENASY in den jugendlichen Zellen lappige Chromatophoren.

Die Kerne, in den jüngsten Zellen in Einzahl vorhanden, vermehren sich später sehr rasch. Sie liegen dem Chromatophor innen an (vgl. Cladophora) und sind nicht selten durch die Lücken desselben sichtbar.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung erinnert an diejenige vieler Protococcaceen oder Scenedesmaceen insofern als auch bei den Hydrodictyaceen niemals einfache Zweiteilung der Zellen einsetzt, vielmehr entstehen, das ist besonders bei Hydrodictyon deutlich (Fig. 124, *1*), junge Familien in toto in beliebigen oder in allen Zellen der alten, und werden erst auf einer ziemlich späten Entwickelungsstufe selbständig. Das alles spielt sich ab unter Vermittelung von Zoosporen, die aber niemals frei werden.

Soll bei Hydrodictyon die Bildung der Schwärmer beginnen, so werden alle Vorsprünge usw. der Chromatophoren eingezogen, Pyrenoid- und Stromastärke verteilt sich gleichmäßig und die Pyrenoide selbst entschwinden nach KLEBS der Beobachtung. Die Kerne treten als helle Punkte, die schon AL. BRAUN sah, hervor; sie verteilen sich gleichmäßig und nun beginnt eine charakteristische Zerschneidung des Wandbelages, die wir nach KLEBS im Kapitel über die Zoosporen schildern werden. Nach mancherlei Umlagerungen, bei welchen auch netzige Figuren zum Vorschein kommen, resultieren Zoosporen mit je einem Kern, einer Chromatophorenplatte und zwei Geißeln (Fig. 124, *3*). Jene Zellchen aber zeigen nicht die übliche Bewegung, sondern nur ein leichtes Hin- und Her-Zittern. Das hat nach KLEBS seinen guten Grund in zarten Plasmafäden, welche die fertigen Zoosporen verbinden. Letztere sind etwa so aneinander gelagert wie das Fig. 124, *3* an einem Teilstück aus einer Zelle zeigt. Schon nach etwa einer Stunde hört die ganze Zitterbewegung auf, die Geißeln schwinden, die ursprünglich nackten Zellchen umgeben sich mit Membran und ordnen sich fast gleichzeitig unter mäßiger Streckung zu einem Miniaturnetz an, das zunächst noch in der Mutterzelle eingeschlossen ist (Fig. 124, *1*). Befreit wird es aus dieser durch völliges Aufquellen der inneren Membranschicht der Mutterzelle; die Außenschicht der letzteren quillt nicht, sondern löst sich cuticulaartig in Lappen ab. Nunmehr wächst das Netz zu normaler Größe heran, die Einzelzellen vergrößern sich um das vielfache.

Pediastrum verhält sich in allen wesentlichen Punkten gleich, nur tritt

(Fig. 125, *1*) die Zoosporenmasse aus einem Riß der Mutterzelle aus und ordnet sich außerhalb dieser in einer zarten Blase zur Scheibe (Fig. 125, *2, 3, 4*). Ob auch hier die Zoosporen durch Fädchen verbunden bleiben, ist nicht sicher erwiesen, aber doch sehr wahrscheinlich. Ihre zwei Cilien sind schwer sichtbar und sehr klein.

Euastropsis bildet 2—32 Zoosporen wie Pediastrum, diese aber legen sich in der Blase nur paarweise zusammen, ja es kommt vor, daß sie völlig isoliert bleiben. Aber auch bei dieser Art erlangen die Tochter-

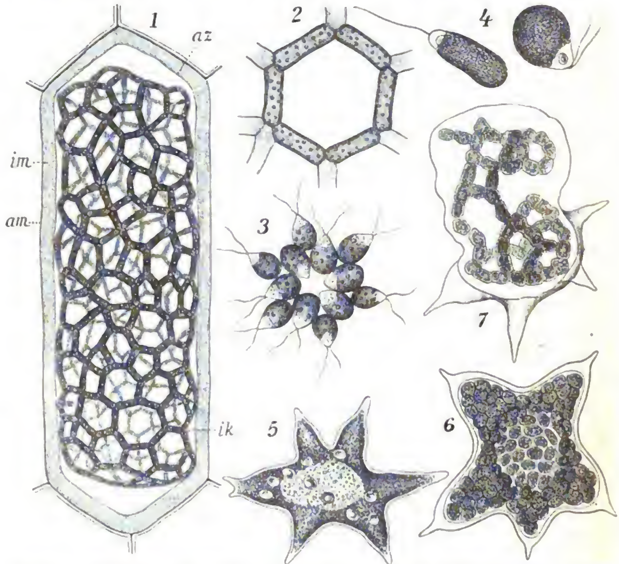


Fig. 124. *Hydrodictyon utriculatum.* *1* junges Netz, noch in der Mutterzelle liegend. *2* Stück desselben. *3* Gruppe der Zoosporen. *4* Schwärmer, aus der Zygote entstanden. *5* Dauerzelle (Polyeder). *6* Teilung in derselben. *7* Netzbildung aus derselben. *az* alte Zelle, *ik* junge Kolonie, *im* innere, *am* äußere Membranschicht n. Klebs u. Pringsheim.

familien (wenn man noch von solchen reden darf), ihre Normalform schon zu der Zeit, in welcher sie noch eingeschlossen sind.

Zwecks geschlechtlicher Fortpflanzung werden in einer Schlauchzelle des Hydrodictyon oder in den Scheibenzellen von Pediastrum zahlreiche recht kleine gleichgestaltete Gameten gebildet, diese sind lebhaft beweglich, sie schlüpfen auch in bekannter Weise durch eine bestimmt umschriebene seitliche Öffnung in der Membran ins Freie hinaus. Die Gameten haben zwei Cilien, überhaupt die bekannte Form, sie kopulieren

regelrecht — bei Hydrodictyon auch dann, wenn sie aus der gleichen Mutterzelle stammen — und liefern nach kurzer Zeit Hypnozygoten. Die Gameten können nach KLEBS auch ohne Kopulation runde Zellen bilden, doch ist deren Schicksal unsicher.

Nach einer Ruhezeit von einigen Monaten beginnen die Hypnozygoten von Hydrodictyon nach PRINGSHEIM langsam zu wachsen. Das kann mehrere Monate dauern, und in dieser Zeit vermögen die fraglichen Zellen vorübergehend ohne Schaden einzutrocknen.

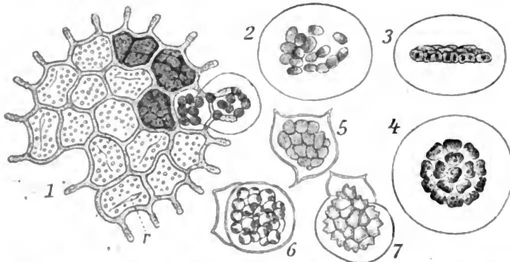


Fig. 125. *1—4 Pediastrum granulatum*; Plattenkolonie und Neubildung derselben n. AL. BRAUN. *5—7 Ped. Boryanum*; Polyeder und deren Keimung n. ASKENASY. *r* Riß zum Austritt der Zoosporen.

Endlich aber gehen aus ihnen durch sukzedane Teilung zwei bis vier, auch wohl fünf Schwärmer hervor — Zoosporen —, welche, mit einer (?) oder zwei Cilien (nach PRINGSHEIM) versehen, sich lebhaft bewegen. Diese Zoosporen sind relativ groß (Fig. 124, *4*). Sie kommen bald zur Ruhe und erhalten Membran, aber die entstehenden Zellen sind nicht rund, sondern (Fig. 124, *5*) ganz unregelmäßig mit vorspringenden Zacken usw. versehen. Letztere sind ursprünglich wohl alle hohl, die feinsten unter ihnen aber werden ähnlich wie die Stacheln der Desmidiaceen durch Zellulosemassen ausgefüllt.

PRINGSHEIM nannte diese Zellen Polyeder, weil sie der alten Gattung Polyedrium sehr ähnlich sehen, und es ist auch zweifellos, daß sie in dieser Gattung aufgeführt wurden. Ob deshalb die ganze Gattung zu streichen sei, ist damit nicht gesagt. CHODAT z. B. führt sie noch unter den Scenedesmaceen auf.

Unter günstigen Bedingungen wachsen die Polyeder sehr bald zu größeren Zellen heran, ohne wesentlich ihre Gestalt einzubüßen. Immer ähnlicher werden Chromatophoren und Pyrenoide denen der Mutterpflanzen. Schließlich erfolgt (Fig. 124, *6*) wiederholte Teilung — Schwärmerbildung —, und endlich tritt ein kleines Netz aus der aufreißenden derben Stachelmembran hervor (Fig. 124, *7*).

Nach ASKENASY gehen auch die Kolonien von Pediastrum aus Polyedern hervor (Fig. 125, *5*, *6*). Da der gleiche Autor auch die Gametenkopulation und die Hypnozygoten beobachtete, kann man nicht zweifeln, daß die bislang noch vermißten großen Zoosporen ebenfalls vorhanden sind.

KLEBS konnte zeigen, daß die verschiedenen Modalitäten der Fortpflanzung bei Hydrodictyon von der Außenwelt im hohen Maße abhängig sind. Genaueres darüber wird in einem späteren Abschnitte mitgeteilt werden, hier sei nur betont, daß jede Schlauchzelle Zoosporen oder Gameten erzeugen kann. Welche von beiden Schwärmerformen auftritt, das bestimmt die Außenwelt.

Die Hydrodictyaceen klingen in mehr als einer Beziehung an die Scenedesmaceen an, sie aber mit ihnen zu vereinigen, wie das mehrfach geschieht, dürfte kaum angängig sein. Die Vielkernigkeit, der Chromatophorenbau und die Zoosporen verhindern das.

Mir scheint, die Vertreter unserer Familie stellen einen durch das Planktonleben fortentwickelten Protococcaceen-Typus dar. Das Chromatophor hat sich in besonderer Weise ausgestaltet, und wie das vor sich gegangen ist, dafür gibt die Ontogenie hinreichende Anhaltspunkte. Die Vermehrung der Kerne ist leicht verständlich, und die Verkettung der Zoosporen leistet das Ihre für Herstellung schwimmender Familien, die ohne das kaum möglich wäre. Die Bewegungsfähigkeit der Zoosporen ist offenbar im Rückgange begriffen, ja sie kann bei Pediastrum in der Kultur unterdrückt werden. Nach CHODAT und HUBER entstehen nämlich in konzentrierten Nährlösungen Coelastrum-ähnliche Kolonien. Bestätigen sich diese Angaben, so wäre damit ein weiterer Fingerzeig für die Verwandtschaftsbeziehungen unserer Gruppe gegeben.

Vorläufig wage ich nicht zu entscheiden, ob die Hydrodictyaceen von Coelastrum oder umgekehrt dieses von jenen herzuleiten sei oder ob nicht beide auf eine einfachere Basis zurückgehen.

Literatur.

ARTARI, A., Zur Entwickelungsgeschichte des Wassernetzes. Hydrodictyon utriculat. Roth. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou 1890. Nr. 2.

ASKENASY, Über die Entwickelung von Pediastrum. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 127.

BRAUN, AL., Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849.

—— Algarum unicellular. genera etc. Leipzig 1855.

CHODAT, R., et HUBER, J., Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum. Bull. soc. bot. Suisse 1895. **5.** p. 1.

COHN, F., Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskop. Algen und Pilze. Nova Acta Leop. Carol. 1854. **24,** 1. p. 101.

FRANZÉ, Über einige niedere Algenformen. Österr. bot Zeitschr. 1893.

KLEBS, G., Über die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora 1890. p. 351.

—— Nachtrag. Biol. Zentrbl. 1890. **9.** p. 753.

—— Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. p. 133.

—— Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Z. 1891.

LAGERHEIM, G. v., Bidrag till Kännedomen om Stockholmstraktens Pediastréer, Protococcacéer och Palmellacéer. Öfversigt af Kgl. Vet. Akad. Förhandlingar 1882. Nr. 2.

—— Studien über arktische Kryptogamen. I. Über die Entwickelung von Tetraëdron und Euastropsis. Tromsö Museums Aarshefter 1894. **17.**

PRINGSHEIM, N., Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes usw. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1861. Ges. Abh. **1.** p. 65.

TIMBERLAKE, H. G., Swarm-spore formation in Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Gaz. **31.** p. 203—204.

—— Development and structure of the swarmspores of Hydrodictyon. Trans. of the Wisconsin Acad. of sc. 1902. **13.** p. 486.

c. Ulotrichales.

In dieser großen Algengruppe heben sich zwei Reihen von Formen resp. Familien ziemlich leicht ab. Die einen sind unverzweigt (Ulothrixreihe), die anderen dagegen verästeln sich meistens sehr reichlich und zeigen zudem außerordentliche Neigung zur Haarbildung (Chaetophorareihe).

α. Ulotrichaceenreihe.

1. Den Kernpunkt der ersteren bilden die **Ulotrichaceae** selber mit monosiphonen unverzweigten Fäden und isogamer Befruchtung. Zellen mit Plattenchromatophor.

2. Ihnen schließen sich an die **Ulvaceae**, bei welchen die Fäden durch Teilung in Flächen umgebildet sind. Fortpflanzung und Zellenbau sind die gleichen.

3. Die **Prasiolaceae** stellen teils Fäden, teils Flächen dar. Sie weichen durch die Sternform des Chromatophors von allen Ulotrichales ab. Da sie nur Aplanosporen entwickeln, scheinen sie rückgebildet zu sein.

4. Fortgeschritten nach anderer Richtung hin sind die **Cylindrocapsaceae**; sie besitzen den Bau der Ulotrichaceen, aber oogame Befruchtung.

5. Dasselbe ist der Fall bei den **Oedogoniaceae**, doch wird der Vorgang komplizierter durch häufige Einschaltung von Zwergmännchen. Verzweigung der monosiphonen Fäden kommt vor. Zellen meist mit Netzchromatophor.

β. Chaetophoraceenreihe.

6. **Chaetophoraceae**, reich verzweigte monosiphone Fäden, die sich in Anpassung an verschiedenartige Lebensweise sehr mannigfaltig gestalten, Fortpflanzung durch Zoosporen und Isogameten.

7. **Aphanochaetaceae.** Wie vorige, aber Heterogameten, welche indes noch beide aus der Mutterzelle entleert werden.

8. **Coleochaetaceae.** Oogam, das Ei verbleibt im Oogonium. Zygote mit fädiger resp. pseudoparenchymatischer Hülle. Bei der Keimung entsteht ein Zellkörper.

An die Chaetophoreenreihe, und zwar an die Chaetophoraceen als solche, kann man schließlich wohl

9. die **Chroolepidaceae** anschließen, verzweigte, soweit bekannt, isogame Algen, welche sich besonders durch den Gehalt an Hämatochrom auszeichnen und außerdem charakteristische Sporangien (Hakensporangien) bilden.

α. Ulotrichaceenreihe.

1. Ulotrichaceae.

Der Hauptrepräsentant für die Familie der Ulotrichaceen ist, wie schon angedeutet, die Gattung Ulothrix selber, vertreten durch eine Anzahl von Arten im Süß- und Seewasser. Rasch fließende Bäche, Brunnen usw. beherbergen die festsitzenden Algen, und in der See werden sie in der oberen Litoralregion angetroffen, wo reichliche Wellenbewegung genügende Luft zuführt. Darauf nämlich dürften fast alle Arten in erheblichem Maße angewiesen sein; denn ihre Kultur gelingt nach Klebs am besten, wenn man z. B. aus fließenden Brunnen einen ständigen Wasserstrahl auf sie richtet. Stehendes Wasser verschmähen sie, und es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß mangelnder Sauerstoff im letzteren Falle die Ursache ist.

Ulothrix. Die Untersuchung (Cramer, Dodel, Klebs u. a.) knüpfte so gut wie immer an die fast berühmt gewordene Ulothrix zonata Ktz. an. Sie bildet, wie alle Ulotrichaceen, unverzweigte Fäden, welche mit Hilfe einer halb farblosen, basalen Zelle dem Substrat anhaftet. Diese Haftzellen bieten keine Besonderheiten. Die vegetativen Zellen pflegen annähernd isodiametrisch zu sein, enthalten einen normalen Zellkern und führen ein Chromatophor, welches gürtelförmig (Fig. 126, *A*) der Zellwand

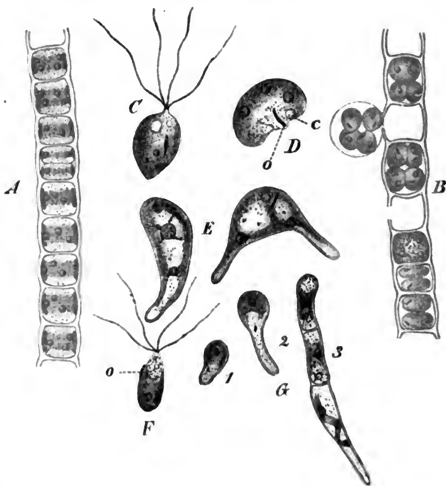


Fig. 126. *Ulothrix zonata* n. Klebs. *A* vegetativer Faden. *B* Zoosporenbildung. *C* Makrozoospore. *D*, *E* dies., keimend. *F* Mikrozoospore. *G* dies., keimend. *o* Augenfleck. *c* Vakuole.

anliegt. Ein oder mehrere Pyrenoide sind vorhanden. Die Fäden wachsen durch Teilung aller Zellen, irgend ein apikaler oder interkalarer Vegetationspunkt ist nicht vorhanden.

Die Fortpflanzung ist ziemlich mannigfaltig.

Makrozoosporen entstehen in jeder Fadenzelle durch sukzessive Zweiteilung (Fig. 126, *B*), wobei in bekannter Weise (vgl. Kap. Schwärmer) eine äußere Blase, sowie Vakuole und Vakuolenwand unbeteiligt bleiben. Die Zahl der Schwärmer variiert, bald wird nur einer gebildet, bald mehrere, niemals aber viele; das hängt ab von der vorgängigen Ernährung und von der durch diese bedingten Zellgröße. Die Makrozoosporen treten durch eine Öffnung in der Wand aus (Fig. 126, *B*), anfänglich noch in die obenerwähnte Blase eingeschlossen. Sind sie bald von dieser befreit, so erkennt man (Fig. 126, *C*) vier Wimpern, ein Chromatophor am Hinterende und einen sehr deutlichen Augenfleck. Ihre Gestalt ist nicht immer regelmäßig birnförmig, nicht selten sind sie ein wenig abgeflacht. *Makrozoosporen.*

Nach Al. Braun bewegen sich die Schwärmer eine Stunde, nach Dodel eine halbe, nach Klebs dagegen bis zu 24 Stunden. Das hängt offenbar innerhalb gewisser Grenzen von der Außenwelt ab.

Die Keimung der Makrozoosporen erfolgt nach Klebs dadurch, daß die nackte Zelle sich nicht, wie Dodel angab, mit dem Mundende festsetzt, sondern sich seitlich dem Substrat anschmiegt (Fig. 126, *D*) und sich unter gelinder Verbreiterung festsaugt. Nachdem eine Membran gebildet, entsteht von dieser primitiven Haftscheibe ein Rhizoid nach der einen, ein grüner Faden nach der anderen Seite (Fig. 126, *E*). An diesen Bildungen sind Spitze und Basis des Schwärmers unbeteiligt, die Vorstülpungen gehen von den Flanken aus. Die Wachstumsachse des Keimlings ist also um 90° gegen die Hauptachse des Schwärmers gedreht.

Neben den Makrozoosporen fand Klebs noch Mikrozoosporen. Dieselben entstehen wie die ersteren, nur pflegen sie zahlreicher in einer Zelle gebildet zu werden. Demgemäß sind sie kleiner und in ihren Umrissen mehr birnförmig, gestreckt (Fig. 126, *F*); haben aber auch vier Geißeln. Die Mikrozoosporen sind phototaktisch empfindlicher als die Makrozoosporen, ja sie bewegen sich fast nur im Licht, im Dunkeln sterben sie bald ab. Schließlich verläuft die Keimung anders. Die Mikrozoosporen setzen sich tatsächlich, wie Dodel für gewisse Fälle angab, mit dem Mundende fest und treiben ein Rhizoid an der Anheftungsstelle (Fig. 126, *G*). *Mikrozoosporen.*

Die Mikrozoosporen bilden vielleicht in gewissem Sinne den Übergang zu den Gameten, welche an verschiedenen Standorten zu recht verschiedener Zeit auftreten, sodaß die Bedingungen für ihre Bildung noch nicht genügend präzisiert werden konnten. Sie entstehen wie die Mikrozoosporen (Fig. 127, *A*), sind aber immer mit zwei Cilien versehen, sind rundlich bis länglich (Fig. 127, *B*), von den Mikrozoosporen also immerhin unterscheidbar, auch durch ihre lebhaften unruhigen Bewegungen. *Gameten.*

Die Kopulation dieser Gameten (Fig. 127, *C—E*) erfolgt leicht und glatt, wenn man Zellen verschiedener Abstammung vor sich hat. Dagegen zeigte Dodel, daß Schwärmer aus dem nämlichen Faden keine Vereinigung eingehen. Die Verschmelzung der Gameten vollzieht sich in der üblichen Weise durch seitliches Aneinanderlegen. Die resultierende Zygote wird infolge der Verlängerung des Hinterendes spindelförmig (Fig. 127, *E*). Schon hierdurch unterscheidet sie sich von den Makrozoosporen, außerdem natürlich durch die zwei Chromatophoren und zwei Augenflecke. Später erfolgt unter Verlust der Cilien Ruhe, Abrundung und Umhüllung mit Membran (Fig. 127, *F*).

Die Sexualzellen können sich aber auch parthenogenetisch entwickeln. Ein Zusatz von 0,5 % einer Nährsalzlösung genügt u. a. nach KLEBS, um die Kopulation völlig aufzuheben. Dann runden sich die Gameten ohne weiteres ab, umgeben sich mit Membran und stellen Parthenosporen dar, welche, wie die Zygoten, eine Zeit lang ruhig liegen bleiben.

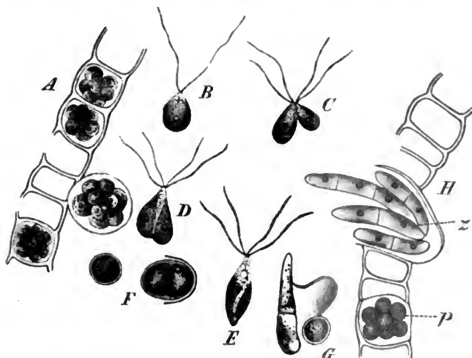


Fig. 127. *Ulothrix zonata* n. KLEBS. *A* Gametenbildung. *B* Gamet. *C—E* Kopulation. *F* Zygote resp. Parthenospore. *G* deren Keimung. *H* Faden mit Parthenosporen (*p*). daneben gekeimte Zoosporen (*z*).

Die Keimung der Zygoten und Parthenosporen erfolgt nach KLEBS (Fig. 127, *G*) gleichartig, indem beide nach Sprengung der derben Dauermembran sich in einige unbewegliche Zellen teilen, welche direkt — ohne Schwärmerbildung — zu neuen Fäden auswachsen. Wahrscheinlich besteht insofern ein Unterschied, als die Parthenosporen nur zwei, die Zygoten dagegen vier Zellen bei der Keimung bilden. Die Resultate der KLEBS'schen Versuche, in welchen die Keimung der ruhenden Zellen vielleicht durch Nährlösung beschleunigt wurde, stehen im Gegensatz zu den freilich nicht ganz vollständigen Angaben DODEL's, nach welchen die Zygoten 9—12 Monate lang ruhen und einen Schleimfuß erhalten, der sie am Substrat festheftet. Bei der Keimung bilden sich aus der Zygote Schwärmer, die DODEL freilich nicht austreten sah. Weitere Beobachtungen müssen zeigen, ob vielleicht unter verschiedenen Bedingungen die Keimung modifiziert werden kann.

Unter Einwirkung der Außenwelt können nun die Fortpflanzungsmodalitäten, welche wir soeben schilderten, noch mehrfach modifiziert werden; es resultieren mancherlei Stadien, die wohl zum Teil als abnorme Bildungen betrachtet werden dürfen. Jedenfalls indizieren sie ungünstige Lebensbedingungen der Alge, denn sie werden mit Vorliebe in Gefäßen beobachtet und zwar an den oberen Rändern der stehenden Flüssigkeit, wo das Wasser verdunstet, oder in Objektträgerkulturen und ähnlichen Lazaretten. Damit soll nicht geleugnet werden, daß die in Rede stehenden Gebilde nicht auch ab und zu im Freien entwickelt werden können.

Akineten. Zunächst handelt es sich um Akineten, das sind — ich modifiziere WILLE's Definition ein wenig — Umwandlungsprodukte normaler vegetativer Zellen. Sie entstehen im einfachsten Falle (GAY u. a.) durch Verquellen der Längs- und Querwände im Faden (Fig. 128, *3*); dabei behalten sie ihre Zylinderform bei und können, nachdem sie vollends isoliert sind, zu neuen Fäden ohne weitere Formalität auswachsen. Manche Autoren sprechen hier unnötig von hormosporoiden Stadien. Diesen schließen sich ausdauernde Akineten (Ruhezellen) an, wie sie ROSENVINGE, WILLE, GAY u. a. beschrieben haben; sie unterscheiden sich (Fig. 128, *1*, *2*) von den ersteren durch etwas derbere Membran und durch Aufspeicherung von Reservesubstanz, im übrigen können sie wie jene direkt keimen. Ul. tenerrima Kütz., Ul. Pringsheimii Wille, Ul. subtilis de Toni und einige andere Arten sind durch solche Dauerzellen ausgezeichnet. GAY nennt sie Hypnocysten.

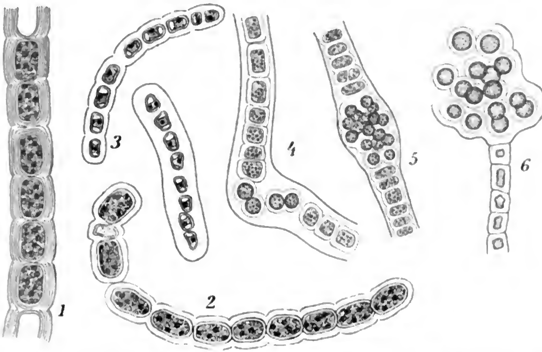


Fig. 128 n. GAY u. CIENKOWSKI. *1* Akineten von *Ulothrix* spec. *2* dies. von *Ul. tenerrima*. *3* dies. von *Ul. subtilissima*. *4—6* Palmellastadien von *Ul. mucosa*.

Aplanosporen. Den Akineten stehen Aplanosporen mannigfacher Art gegenüber, d. h. unbewegliche Derivate der Zoosporen. Schon PRINGSHEIM und besonders WILLE haben einen großen Teil der hier zu besprechenden Dinge in diesem Sinne gedeutet und letzterer wies darauf hin, daß die Bildung der Aplanosporen stets mit einer Kontraktion des Zellinhaltes verbunden ist, die bei den Akineten nicht vorkommt.

Es sind nun allerlei Übergänge von den Zoosporen zu den Aplanosporen von Ulothrix vorhanden. In gewissen Fällen (Fig. 129, *3*) schlüpfen die Schwärmer nicht aus einer Öffnung in der Membran aus, sie müssen sich vielmehr durch die verquollene Wand hindurcharbeiten. Das mißglückt nicht selten und die Zoosporen keimen in der Gallerte.

Ein weiterer Schritt ist dann durch Ul. implexa u. a. gegeben (vgl. Fig. 129, *4*); hier werden Zoosporen angelegt, aber sie werden nicht frei, kommen vielmehr nach einigen amöboiden Bewegungen zur Ruhe, umgeben sich mit derber Membran, erhalten Reservestoffe und können nun schlechte Zeiten überstehen. Das sind Hypnosporen, und solche werden auch bei anderen Spezies gebildet, z. B. *Hypnosporen.*

bei der in Fig. 129, *1*, *2* wiedergegebenen Form. Daß hier wie auch sonst Hypnosporen in Mehrzahl in einer Zelle entstehen, kann nach dem Gesagten nicht Wunder nehmen.

CIENKOWSKI fand nun weiter sog. Schizomeris-Stadien (Fig. 129, *5*, *6*) bei Ul. mucosa. Die Gliederzellen zerlegen sich durch feste Längs- und Querwände in Zellgruppen, welche Sarcina-Ballen nicht unähnlich sehen. Die Päckchen liegen zunächst dicht beisammen, durch Verquellung der Wände aber können sie isoliert werden, und schließlich sah CIENKOWSKI aus jeder Zelle (unter gewissen Bedingungen) Zoosporen hervorgehen. Also auch hier wieder Hemmungsbildungen von solchen.

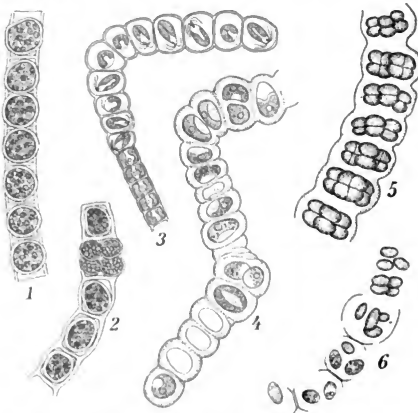


Fig. 129 n. GAY u. CIENKOWSKI. *1*, *2* Hypnosporen von *Ulothrix* spec. *3* Zoosporen von *Ulothrix* sp., einzeln in Zellen mit verschleimender Membran. *4 Ulothrix moniliformis*, Aplanosporen (?) in Gallerte. *5*, *6* Schizomeris-Stadien von *Ulothrix mucosa*.

Die oben erwähnten Hypnosporen können sicher auch Zoosporen liefern, ob sie es immer tun, ist mir unklar, jedenfalls ist die Möglichkeit gegeben, daß alle Aplanosporenbildungen auf diesem Wege zu normalen Ulothrix-Pflänzchen zurückkehren.

Palmellen. Doch wir sind noch nicht am Ende. CIENKOWSKI entdeckte an Ulothrix die bekannten Palmellastadien, die später auch GAY u. a. beschrieben haben. Die Gliederzellen des Fadens lösen sich nicht bloß aus dem Verbande wie in Fig. 128, *3*, sie teilen sich auch der Länge nach, und indem alle Tochterzellen sich abrunden, sowie ihre Membranen verquellen lassen, entstehen Gallerthäufchen (Fig. 128, *4*, *5*, *6*), die nicht selten mit noch unveränderten Fadenstücken verbunden sind.

In Objektträgerkulturen lösten sich die „Nester“ durch Verschwinden der gemeinsamen Gallerthülle auf, dann schlüpften nach kürzerer oder längerer Zeit aus vielen Zellen Zoosporen, aus anderen nackte Aplanosporen in Einzahl aus, welche beide sofort keimten. Letzteres wird mehrfach erwähnt.

In keiner der mir bekannt gewordenen Arbeiten dagegen finde ich eine positive Angabe darüber, daß die erwähnten Palmellastadien sich durch Teilung stark vermehren. Solange aber nicht in sicheren Kulturen nachgewiesen ist, daß dies Generationen hindurch erfolge, wird man diese „Palmellen“ kaum den kugelförmigen Zellen der Scenedesmen an die Seite stellen mögen, und noch mehr wird man auf einen Vergleich mit den Sproßformen der Mucorinen oder der Ustilagineen verzichten. Vorläufig glaube ich, daß diese wohl zu Unrecht berühmt gewordenen Zellen nichts anderes sind als etwas vorgeschrittene Schizomerisstadien — wiederum Hemmungsbildungen von Zoosporen. Ein Pleomorphismus ist danach bei Ulothrix ebensowenig vorhanden wie bei vielen anderen Algen; denn BORZÌ's Angaben sind in diesem Falle kaum ernst zu nehmen.

Nach LAGERHEIM's Angaben würde man Uronema unmittelbar an Ulothrix anreihen. Das ist nicht so falsch, denn GAIDUKOW zeigte durch Kultur, daß jene Gattung nur eine Wuchsform der „Ulothrix flaccida“ ist, die dann freilich wohl besser zu Hormidium gezogen würde.

Vielleicht reiht sich an Ulothrix WITTROCK's Binuclearia an (vgl. auch SCHROEDER), für welche durch den Autor zwei ungleiche Zellkerne, ein Band-Chromatophor, Akineten usw. angegeben werden. Doch ist noch vieles unsicher. Dasselbe gilt von Mesogerron Brand und Radiofilum Schmidle. Letzteres hat bauchig aufgetriebene Zellen, deren Wände aus zwei Schalen bestehen. Ich weiß nicht, ob sie hierher gehört.

Zu den Ulotrichaceen muß wohl sicher Microspora (LAGERHEIM) gezählt werden, obwohl mancherlei kleine Abweichungen vorliegen. Unter den Conferven ist sie heute kaum noch unterzubringen, wie das früher geschah. Die einkernigen Zellen führen mehrere bandförmige, oft armartig verzweigte, pyrenoidlose Chromatophoren, die Stärke bilden. Die Zellulosemembran besteht aus zwei Stücken. LAGERHEIM fand Mikro- und Makrozoosporen; die ersteren keimen sofort, die letzteren bilden Ruhestadien. Außerdem wurden Akineten und Aplanosporen beobachtet. *Microspora.*

Als einen primitiven Vertreter unserer Familie betrachte ich Hormidium (Stichococcus Näg., Hormococcus Chod.) (Fig. 130). Die unverzweigten Fäden haben keine Haftzellen, schwimmen also event. frei im Wasser; ihre Zellen bieten in bezug auf Wandbau nichts besonderes; das Chromatophor gleicht in Form, Pyrenoid- und Stärkebildung dem von Ulothrix, weicht also, was Aussehen und Produkte betrifft, wesentlich von Conferva ab, zu der auch sie oft gestellt wurde. *Hormidium.*

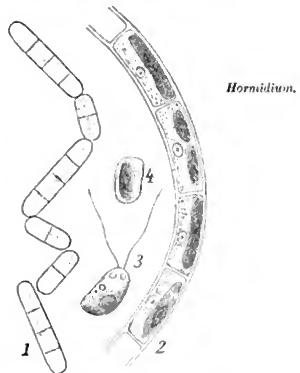


Fig. 130 n. KLEBS. *1, 2 Hormidium nitens*; lange und kurze Fäden. *3, 4* Zoospore und deren Keimungsprodukt von *Horm. flaccidum* Al. Braun.

Unter den oben angeführten Namen gehen bis heute nicht selten auch (z. B. bei MATRUCHOT und MOLLIARD) pyrenoidlose Formen. Ob diese dazu gehören, ist mir mit CHODAT zum mindesten zweifelhaft Die Speziesunterscheidung liegt hier noch sehr im Argen, nur in wenigen Fällen weiß man sicher, daß die Autoren, welche den gleichen Namen gaben, auch die gleiche Form vor sich hatten. Auch sonst überwiegen unsichere Angaben die sicheren; ich halte mich des-

halb fast allein an Klebs, dessen Angaben von Klerker im wesentlichen bestätigt sind.

Hormidium entwickelt aus den vorher mehrfach geteilten Fadenzellen je einen zweiwimperigen Schwärmer, welcher durch eine schwache Krümmung dorsiventral wird und das Chromatophor am Rücken trägt (Fig. 130, *3*). In Zusammenhang mit der Form sind auch die Bewegungen der Zoosporen eigenartige, wie das Klebs schildert.

Andere Schwärmer sind nicht bekannt, dagegen zerfallen die Fäden leicht und häufig in Stücke (Akineten) (Fig. 130, *1*). Dieser Zerfall hat äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der Spaltung von Bakterienfäden. Man erhält bei Hormidium bald wenig-, bald mehrzellige Stäbchen. Die Trennung erfolgt dadurch, daß die Querwände in zwei Lamellen gespalten werden, welche sich unter Abrundung der Zellenden voneinander lösen, indem die Cuticula zerreißt, also im wesentlichen wie bei gewissen Zygnemaceen (S. 57).

Hormidium ist besonders häufig auf Baumrinden, feuchtem Boden usw. Hier findet denn auch meistens der geschilderte Spaltungsprozeß statt, der in der Kultur durch Entziehung von Wasser oder von Nährsalzen besonders leicht erzielt wird.

Die Zoosporen von Hormidium flaccidum dagegen werden u. a. durch Übergang aus Luft in Wasser und aus Nährlösung in Wasser hervorgerufen.

Die Akineten von Hormidium können ohne weiteres Austrocknung vertragen. Bei langsamer Wasserentziehung bilden sie Hypnoakineten wie Ulothrix usw.

Literatur.

Borzi, A., Studii anamorphici di alcune alghe verdi. Nuovo giornale bot. Italian. 1890. **22.** p. 403.

Brand, F., Mesogerron, eine neue Chlorophyceengattung. Beibl. z. Hedwigia. **38.** p. 181—184.

Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.

Cienkowski, L., Zur Morphologie der Ulotricheen. Bull. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1876. **21.** p. 529.

Cramer, Einige Bemerkungen zu der kürzlich erschienenen Schrift v. A. Dodel über Ulothrix zonata. Bot. Z. 1876. **34.** p. 695.

Dodel, A., Ulothrix zonata. Pringsh. Jahrb. 1876. **10.** p. 417.

Gaidukow, N., Über die Kulturen und den Uronemazustand der Ulothrix flaccida. Ber. deutsch. bot. Ges. 1903. **21.** p. 522.

Gay, Recherches sur le développement et la classification des algues vertes. Thèse. Paris 1891.

Klebs, Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.

Klerker, J. af, Über zwei Wasserformen von Stichococcus. Flora 1896. **82.** p. 90.

Lagerheim, G. v., Note sur l'Uronema, nouveau genre des algues d'eau douce etc. Malpighia 1887. **1.** fasc. 12.

— Studien über die Gattungen Conferva und Microspora. Flora 1889. **72.** p. 179.

Matruchot et Molliard, Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu untritif. Rév. gén. de bot. 1902. **14.** p. 113.

Schmidle, W., Aus der Chlorophyceenflora der Torfstiche zu Virnheim. Flora 1894. **78.** p. 42.

Wille, N., Akineten und Aplanosporen. Algolog. Mitt. Pringsheim's Jahrb. 1887. **18.** p. 492.

—— Studien über Chlorophyceen. Vidensk. Selssk. Skrifter, I Math.-nw. Kl. 1900. Nr. 6.

Wittrock, V. B., Om Binuclearia ett nytt Confervacée slägte. K. svenk. Vet. Akad. Bihang 1887. **12,** 2. Nr. 5.

2. Ulvaceae.

Die Ulvaceen sind flächenartig verbreiterte resp. sackartig gestaltete Ulotrichaceen. Zu dieser Familie gehören meines Erachtens Ulva, Enteromorpha, Monostroma und Letterstedtia. Über Ilea J. Ag. vermag ich mir kein Urteil zu bilden.

Unsere Familie hat niemals eine einheitliche entwickelungsgeschichtliche Untersuchung erfahren. Immerhin geben die Arbeiten von ARESCHOUG, CHODAT, DODEL, REINKE, ROSENVINGE und besonders von THURET nebst den am Schluß genannten systematischen Werken genügende Anhaltspunkte.

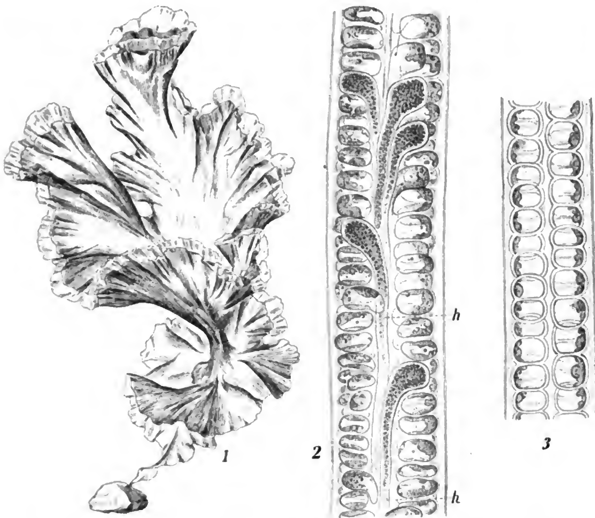


Fig. 131 n. THURET. *1 Ulva Lactuca*, ganzes Exemplar. *2, 3* Längsschnitte des Thallus. *h* Hyphen.

Die Gattung Monostroma lebt mit einer Art (M. bullosum) vollständig im Süßwasser, die übrigen Spezies kommen im wechselnd salzigen Wasser vor; das Gleiche gilt für Enteromorpha, die mit E. clathrata im Süßwasser vertreten ist, aber auch schon diese Spezies bevorzugt das Brackwasser; und von Ulva ist keine Süßwasserform bekannt. Die Pflanzen leben nahe der Oberfläche, sind dort an Steinen, Holz usw. festgewachsen, lösen sich aber auch gelegentlich los, und speziell E. clathrata treibt oft in großen Mengen auf der Oberfläche, wobei ihr zu statten kommt, daß der hohle Thallus im Innern Gasblasen enthält, welche das Schwimmen erleichtern.

Fast alle Ulvaceen sind in ihren Ansprüchen an den Standort höchst genügsam. Sie dringen in einzelnen Formen ziemlich weit in unsauberes Wasser vor und nehmen mit Standorten vorlieb, an welchen andere Tange kaum noch fortkommen.

Der Aufbau der Einzelzellen ist in allen Gattungen ziemlich gleich, wir finden einen Zellkern, ein plattenförmiges Chromatophor, welches meist dem nach außen gekehrten Teile der Zellwand anliegt (s. Kap. Chromatophoren), und in demselben ein meist großes Pyrenoid. Das alles gleicht den Ulothrixzellen außerordentlich.

Vegetationsorgane. Ulva bildet einen dauernd flachen Thallus (Fig. 131, *1*), welcher aus zwei Schichten gleichartiger Zellen zusammengesetzt ist. Die jüngsten Stufen, welche aus Makrozoosporen hervorgehen, sind nach REINKE und THURET kurze Zellfäden, in deren Gliederzellen bald Längsteilungen einsetzen, die zu rundlich keulenförmigen Körpern führen. Durch „ganz beliebig orientierte Querwände“ wird dann ein Flächenwachstum herbeigeführt, das den zweischichtigen Thallus liefert.

Letterstedtia Areschong, eine Pflanze von einem Meter Länge, ist stärker gegliedert; sie gleicht oberflächlich einem gefiederten Blatte. Die Teile, welche den Rippen entsprechen, sind dick und wohl auch mit Hyphen versehen, die übrigen erscheinen zweischichtig, doch muß das wohl noch genauer studiert werden.

Enteromorpha hat zunächst genau dieselben Jugendstadien wie Ulva, d. h. kleine, zweischichtige Zellflächen. Die beiden Schichten aber weichen schon frühzeitig in der Mitte auseinander und so entstehen mehr weniger darmförmige Schläuche von sehr wechselndem Durchmesser. Diese Schläuche können an der Spitze wachsen, wobei eine Scheitelzelle beteiligt zu sein scheint, doch spielen sich auch viele interkalare Teilungen ab. Enteromorpha bildet leicht Verzweigungen — eine Erscheinung, die bei Ulva und Monostroma kaum beobachtet wird — indem sich scheinbar beliebige Zellen der Röhre vorwölben und durch energische Teilung und Wachstum zu sackartigen Ästen vergrößern. Im übrigen ist Enteromorpha unendlich variabel in bezug auf die Form des Thallus und die Art der Verzweigung; besonders häufig kommen Auswüchse der Röhrenwandung vor, welche zwar an Stelle von Ästen stehen, aber nicht hohl sind. Sie wachsen durch radiale und durch Querteilung der Zellen.

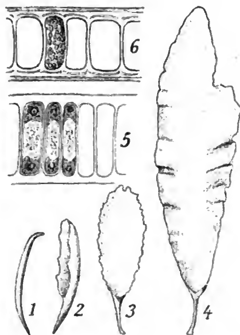


Fig. 132. *Monostroma fuscum* n. ROSENVINGE. *1—4* junge und ältere Pflanzen. *5*, *6* Querschnitt durch den Thallus. *5* zeigt die Chromatophoren, *6* Stärkekörner.

Für Monostroma charakteristisch ist, daß die Jugendformen aus Hohlkugeln, hohlen Säcklein oder Schläuchen bestehen, deren Wandung einschichtig ist. Unregelmäßiges Aufreißen dieser Hohlkörper an ihrer Spitze führt zu flachen Lappen, welche nun durch interkalare Teilungen erheblich in die Fläche wachsen (Fig. 132). Doch ist der Zeitpunkt des Aufreißens bei verschiedenen Formen, wohl auch an verschiedenen Standorten, ungemein verschieden. Nach ROSENVINGE z. B. zerreißt der primäre

Sack von Monostroma Grevillei, nach BORNET und THURET der von M. Wittrockii sehr bald bis auf den Grund in einige wenige Lappen, dagegen bilden Mon. fuscum, leptoderma und vielleicht noch einige andere zunächst Röhren bis zu 1 cm Länge (Fig. 132, *1*). Diese sind etwas eingekrümmt und nun entsteht ziemlich weit oben auf der konkaven Seite ein Schlitz, der das Rohr bis oben hin spaltet (Fig. 132, *2*). So wird hier, besonders wenn weiteres Wachstum einsetzt, eine Fläche von nennenswerter Größe gebildet. Da der Riß sich nicht nach unten hin fortsetzt, bleibt ein oft ziemlich langer röhriger Stiel an der Basis des Laubes übrig (Fig. 132, *3. 4*). Ja Mon. Grevillei var. Vahlii hat einen röhrigen Thallus von 20—30 cm Länge, welcher nur an der Spitze in recht kurze Lappen aufgelöst wird, und schließlich scheint M. Grevillei var. intestiniformis mit 50 cm langem Thallus ein dauernd geschlossenes Rohr aufzuweisen.

Solche Formen grenzen sehr nahe an Enteromorpha, und da andererseits Monostroma-Arten mit einem an der Basis zweischichtigen Thallus erwähnt werden, scheint mir eine erneute eingehende Untersuchung der Familie auf ihre Entwickelung hin recht notwendig.

Die Angaben über die ersten Entwickelungsstufen des Monostroma bullosum — der einzigen genauer verfolgten Spezies — lauten nicht ganz übereinstimmend. Nach REINKE teilt sich die Zygote, welche längere Zeit in Ruhe verbrachte, durch radiale Wände und bald entsteht durch Auseinanderweichen der Zellen in der Mitte eine Hohlkugel. Diese vergrößert sich und die Zellen rücken auch tangential auseinander, indem zwischen ihnen die Membranen etwas verschleimen. Später reißt die Kugel am Scheitel lappig auf. CHODAT dagegen fand, daß die Zygoten des Monostroma bullosum sofort keimen, indem sie eine aus wenigen Zellen bestehende, dem Substrat aufsitzende Sohle bilden. Aus den mittleren Zellen dieser letzteren entwickelt sich durch verschiedenartige Teilungen eine Blase, welche wohl mit der von REINKE geschilderten übereinstimmt. Weitere Untersuchungen dürften erforderlich sein, um zu entscheiden, ob beide Modalitäten der Entwickelung, wie CHODAT das für möglich hält, nebeneinander existieren können.

Monostroma bullosum würde nach REINKE keine Rhizoiden aufweisen, die Blasen haften an Wasserpflanzen usw., die Flächen schwimmen frei im Wasser. Alle anderen Monostroma-Arten und auch die übrigen Gattungen entwickeln schon in früher Jugend Rhizoiden in großer Zahl und heften sich damit am Substrat fest. Die Haftorgane entstehen durch Auswachsen basaler Thalluszellen. Besonders bei Ulva läßt sich leicht zeigen (Fig. 131, *2*), daß einzelne Zellen nach innen hin Vorstülpungen treiben, welche unter Spaltung der beiden Zellagen des Thallus abwärts wachsen. Auf diesem Wege können sich massenhafte Rhizoiden zu einer festen Haftscheibe verschlingen. Nicht selten freilich werden die oberen Teile des Thallus von Enteromorpha, Ulva usw. losgerissen und schwimmen frei im Wasser.

Die Fortpflanzung der Ulvaceen bietet Besonderheiten nicht. Wir *Fortpflanzung.* finden, mit wenigen Ausnahmen, vierwimperige Makrozoosporen, welche in Mehrzahl in den Mutterzellen entstehen und sofort keimen. Daneben weisen Vertreter aller drei Hauptgattungen zweiwimperige Gameten auf, deren Kopulationsprodukte nach REINKE bei Monostroma bullosum in einen Ruhezustand übergehen, nach CHODAT aber direkt keimen. Das Schicksal der Zygoten anderer Formen ist unbekannt, und unsicher ist auch, ob etwa Parthenogenesis vorkommt; zweiwimperige kleine Schwärmer, welche BORNET und THURET bei Monostroma Wittrockii ohne Kopulation keimen sahen, deuten darauf hin, beweisen freilich auch nicht viel.

An anderweitigen vegetativen Fortpflanzungsorganen sind bekannt einzelne Zellen und Zellkomplexe, welche sich nach Reinke vom Rande des Monostroma bullosum ablösen und — ohne in ein Dauerstadium einzutreten — neuen Thallomen den Ursprung geben. Mag dieses Beispiel auch nicht genau von anderen Spezies befolgt werden, so ist doch zweifellos, daß größere oder kleinere in der Brandung usw. losgerissene Stücke zu normalen Exemplaren heranwachsen.

Chodat gibt des weiteren, freilich ohne daß seine Befunde bislang anderweit bestätigt wurden, an, daß speziell in Nährsalzlösungen Monostroma bullosum in ein Schizochlamys-ähnliches Stadium übergehen könne, und daß fernerhin unter Vergrößerung und Einlagerung von Reservesubstanzen Thalluszellen sich in ruhende Akineten umwandeln. Durch einige Teilungen können diese Dauerzellen Häuflein („Hypnothalli") bilden. Alle diese Körper keimen unter Bildung von zweiwimperigen Gameten, deren Zygoten sich in der oben geschilderten Weise entwickeln.

Überall bei diesen Formen scheint es sich um Hemmungsbildungen zu handeln, die ja auch sonst nicht selten sind.

Literatur.

Agardh, J. G., Till Algernas Systematik. Nya bidrag Afd. 3. VI. Ulvaceen. Lunds Univers. Arsskr. 1883. **19.**

Ahlner, R., Bidrag till kännedom. om de svenska form af Enteromorpha. Stockholm 1877.

Areschoug, De copulatione Mikrozoosporarum Enteromorphae compressae L. Botaniska Notiser 1876. p. 129.

—— Letterstedtia, ny alg-form från Port Natal. Öfvers. af Vet. Akad. Förhandlingar. Stockholm 1850.

Chodat, R., Remarques sur le Monostroma bullosum Thuret. Bull. soc. bot. de France 1894. **41.**

—— Algues vertes de la Suisse. 1902.

Collins, F. S., The North American Ulvaceae. Rhodora **5.** p. 1—32.

Dodel-Port, Über Paarung von Schwärmsporen bei Enteromorpha clathrata. Verhandl. der 50. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte in München 1877.

Reinke, J., Über Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Kütz. Pringsh. Jahrb. 1878. **11.** p. 531.

Rosenvinge, L. K., Grønlands Hafalger. Meddelelser om Grønland 1893. **3.**

—— Dass. in Ann. des sc. nat. bot. 1894. 7e sér. **19.** p. 53.

Thuret, G., Études algologiques. 1878.

Wittrock, V. B., Försök till en monogr. of algslägtet Monostroma. Stockholm 1866.

3. Prasiolaceae.

Die schon bei den Ulotrichaceen gelegentlich vorhandene Neigung zur Bildung von unbeweglichen Fortpflanzungszellen ist bei den Prasiolaceen so weit entwickelt, daß Schwärmer überhaupt nicht mehr zur Beobachtung kommen. Alle Arten dieser Gruppe pflanzen sich, soweit wir wissen, nur vegetativ durch unbewegliche Zellen fort.

Das hängt zum Teil mit der Lebensweise zusammen, denn die Schizogonium- und Prasiola-Arten bevorzugen feuchte Orte, wie Baumrinden, Dachtraufen usw., doch kommen andere Spezies im Wasser vor, z. B. wächst Pr. mexicana in kalten Flüssen der Cordilleren, Pr. Sauteri in Alpenbächen usw., während Pr. stipitata vielerorts auf festem Substrat un-

mittelbar an der Meeresoberfläche und auch wohl etwas oberhalb derselben vorkommt; ebenso lebt Gayella polyrhiza an Grönlands Küsten.

Unter Bezugnahme auf die Arbeiten von GAY, IMHÄUSER, ROSENVINGE, LAGERHEIM, WILDEMAN, LAGERSTEDT u. a. rechne ich zu den Prasioleen: Schizogonium, Gayella, Prasiola. Ob man Prasiola und Schizogonium vereinigen muß, ist für uns irrelevant.

Die Einzelzellen in allen diesen Gattungen sind durch e i n sternförmiges Chromatophor (Fig. 133, *1*, *2*) ausgezeichnet, das in seinem Mittelstück ein Pyrenoid führt. Andere Besonderheiten sind nicht zu verzeichnen.

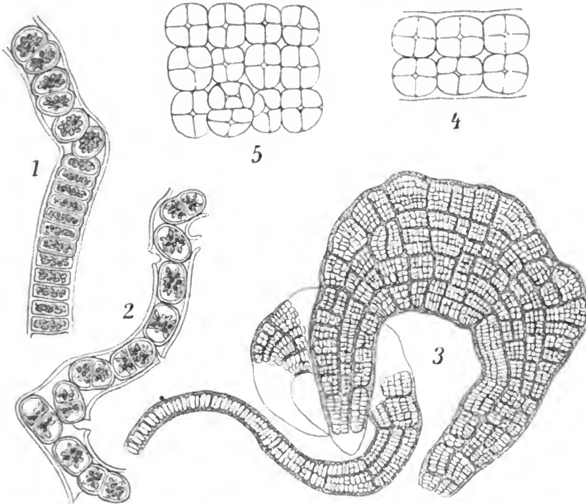


Fig. 133. *1*, *2* *Schizogonium murale* mit Akineten n. GAY. *3* *Prasiola crispa* n. IMHÄUSER. *4*, *5* *Prasiola mexicana* mit Aplanosporen, *4* im Querschnitt, *5* von der Fläche gesehen, n. LAGERHEIM.

Schizogonium stellt Fäden dar, welche im einfachsten Falle aus einer Reihe kurzer Zellen zusammengesetzt sind (Fig. 133, *1*, *2*), nicht selten jedoch zwei- oder wenigreihig werden. Weiter freilich geht nach GAY die Entwickelung der echten Schizogonien nicht. Mit ihnen dürfen nicht verwechselt werden die recht häufigen Jugendzustände der beiden anderen Gattungen, die jenen sehr ähnlich sehen, sich aber weiter entwickeln. Durch Teilungen nach drei Richtungen des Raumes verwandeln sie sich in die kompakten, fast zylindrischen Körper der Gayella (deren Zellen eine sarcinoide Anordnung erhalten) oder aber durch Teilung nach zwei Richtungen in die oft sehr breiten Flächen der Prasiola (Fig. 133, *3*).

Nach Imhäuser erfolgt bei Prasiola crispa der Übergang aus der Fadenform in die Flächenform oft sehr zeitig, läßt aber auch häufig lange auf sich warten, sodaß bisweilen sehr zahlreiche Fäden entstehen; z. B. fanden sich an einem bestimmten Standorte bei Marburg den ganzen Sommer hindurch nur die Fäden, erst vom September bis November wurden Flächen gebildet.

Prasiola furfuracea, stipitata u. a. bilden nur relativ kurze Fäden und gehen sehr bald zur Flächenbildung über. Bei diesen Formen, wie bei Pr. crispa, ist das Wachstum an verschiedenen Stellen der Flächen häufig ungleichmäßig und führt, da es in der Mitte stärker einzusetzen pflegt als am Rande, zu Krümmungen; ja bei Pr. furfuracea können auf diesem Wege schlauch- oder blasenähnliche Körper mit relativ enger Öffnung entstehen. Da die Teilungen meist kreuzweise erfolgen, ist häufig eine Tetradenordnung der Einzelzellen wahrzunehmen (Fig. 133, *3*).

Einige echte Schizogonien und Prasiola crispa besitzen keine Rhizoiden, die meisten anderen Arten dagegen werden durch solche am Substrat festgeheftet. Die Rhizoiden entspringen besonders aus den unteren, schmäleren Teilen des Thallus.

Die Fortpflanzung erfolgt nur durch unbewegliche Zellen. Prasiola mexicana zeigt wohl die mannigfaltigsten und dabei doch klarsten Verhältnisse. Nach Lagerheim vermehrt sie sich

1. durch losgelöste Thallusstücke, welche direkt wieder zu neuen Pflanzen auswachsen;

2. durch Akineten. Die Einzelzellen lösen sich schizogen aus dem Verbande und wachsen — einmal isoliert — direkt wieder aus;

3. durch Aplanosporen. Vom oberen Rande der Thallusfläche her beginnend, werden die Zellen durch zwei aufeinander senkrechte Wände in vier Zellen geteilt (Fig. 133, *4*, *5*), welche sich abrunden und dann durch Verschleimung der Muttermembranen frei werden. Der Tetradenbildung geht häufig eine Teilung parallel der Ebene des Thallus vorauf (Fig. 133, *4*). Da im eben genannten Fall nach der Teilung eine Kontraktion der Zellen Platz greift, wie sie sonst bei der Zoosporenbildung zu erfolgen pflegt, so glaube ich, daß die oben gewählte Bezeichnung Aplanosporen wohl am Platze ist.

Wie weit den übrigen Arten unserer Gruppe ähnliche Aplanosporen zukommen, vermag ich nicht ganz zu übersehen, sie sind zum mindesten nicht überall klar erkannt, wenn auch Andeutungen in der Literatur für ihre Gegenwart sprechen. Die kleinen Vermehrungszellen der Gayella, welche Rosenvinge Akineten nennt, darf man vielleicht als Aplanosporen ansprechen.

Dagegen produzieren alle Vertreter der Gruppe in ausgiebigem Maße Akineten, welche sich einzeln, zu zwei, vier oder auch in größeren Verbänden loslösen können, andererseits aber auch schon im Zusammenhange mit der Mutterpflanze zu keimen vermögen. Fig. 133, *1*, *2* gibt die Entstehung der Akineten bei einem Schizogonium wieder.

Die Fortpflanzungszellen keimen sofort, aber sie können auch längere Zeit, ebenso wie die ganzen Fäden und Flächen der Luftformen, austrocknen, ohne daß meines Wissens wesentliche Veränderungen an Inhalt und Membran bemerkbar wären.

Das Sternchromatophor und die Fortpflanzungserscheinungen scheiden die Prasiolaceen scharf von den Ulotrichaceen und manchen ähnlichen Familien. Ein Übergang ist bislang nicht bekannt geworden. Ich weiß aber keinen besseren Platz für die Gruppe.

Literatur.

GAY, F., Sur les Ulothrix aëriens. Bull. soc. bot. France 1888. **35.** p. 65.
—— Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
IMHÄUSER, Entwickelungsgeschichte und Formkreis von Prasiola. Arb. d. bot. Inst. Marburg III. Flora 1889. **47.** p. 233.
LAGERHEIM, G. DE, Über die Fortpflanzung von Prasiola. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 366.
LAGERSTEDT, N., Om algslägtet Prasiola. Upsala 1869.
ROSENVINGE, K., Grønlands Hafalger. Saertryk af Meddelelser om Grønland III. (Gayella p. 936.) Dass. in Ann. des sc. nat. bot. 1894. ser. VIII. p. 55.
WILDEMAN, E. DE, Note sur deux espèces terrestres du genre Ulothrix. Bull. soc. bot. de Belgique 1886. **25.** p. 7.

4. Cylindrocapsaceae.

Die Familie wird ausschließlich repräsentiert durch die Gattung Cylindrocapsa, eine seltene, durch REINSCH entdeckte Süßwasseralge. Die einzige Arbeit, welche die Entwickelungsgeschichte behandelt, verdanken wir CIENKOWSKI.

Cylindrocapsa bildet unverzweigte Fäden, welche in der Jugend festgeheftet sind, im Alter meist frei schwimmen. Die Zellen gleichen im Bau, soweit bekannt, denen von Ulothrix, und mit dieser Alge stimmt auch die Fähigkeit überein, palmelloide Stadien, Akineten usw. zu bilden.

Zoosporen sind mutmaßlich vorhanden, aber nicht sicher nachgewiesen.

Die Gameten sind ungleich entwickelt; man unterscheidet leicht Eier und Spermatozoiden, welche aus dem gleichen Faden hervorgehen können (Fig. 134, *2*).

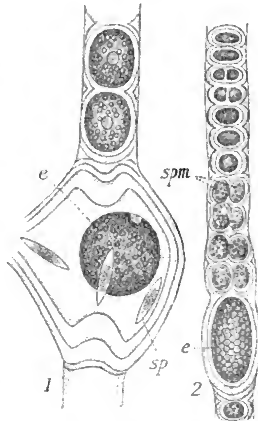


Fig. 134. *Cylindrocapsa involuta* n. CIENKOWSKI. *1* Faden mit befruchtungsreifem Oogonium. *2* Faden mit Oogonien und Spermatozoid-Mutterzellen. *e* Eizelle. *sp* Spermatozoiden. *spm* Spermatozoid-Mutterzellen.

Die Bildung der männlichen Organe wird dadurch eingeleitet, daß in den Gliederzellen des Fadens wiederholte Quer- und Längsteilungen einsetzen (Fig. 134, *2*); so entstehen Spermatozoidmutterzellen (*spm*) und aus jeder derselben gehen zwei Spermatozoiden hervor, die durch Aufreißen und Aufquellen der umhüllenden Zellwände frei werden. Sie sind spindelförmig, besitzen zwei Geißeln, pulsierende Vakuolen am Vorderende, ein rötlich verfärbtes Chromatophor und mutmaßlich einen Zellkern.

Die weiblichen Organe entstehen durch starke Vergrößerung beliebiger Fadenzellen. Der Inhalt rundet sich zu einem großen grünen Ei ab, das

nach gelinder Kontraktion frei in seiner Mutterzelle liegt. Die Wandung derselben ist inzwischen erheblich aufgetrieben, sie zeigt Schichtung und bildet durch Verquellung an einer Seite eine Öffnung aus (Fig. 134, *1*). Durch diese schlüpfen die Spermatozoiden in das Oogonium ein und jedenfalls vereinigt sich eines derselben mit dem Ei. Letzteres umgibt sich dann mit Membran und stellt nach der üblichen Ausdrucksweise die Oospore dar; doch steht nichts im Wege, auch dies Gebilde nach dem Vorgange einiger englischer Forscher allgemein Zygote zu nennen. Speichert dieselbe unter Rotfärbung Reservestoffe, so erhalten wir auch hier eine Hypnozygote, deren Entwickelung unbekannt ist.

Cienkowski fand aber, daß nicht aus allen Eiern jene Hypnozygoten gebildet werden; er sah vielmehr nicht wenige der ersteren alsbald keimen, indem sie sich teilten und (wenn ich Cienkowski recht verstehe) entweder „Palmellen“ oder Fäden entwickelten. Der Autor vermutet, daß es sich hier um parthenogenetische Eier handelt. Das ist nicht unwahrscheinlich.

Über den phylogenetischen Zusammenhang von Ulothrix und Cylindrocapsa besteht wohl kein Zweifel.

Literatur.

Cienkowski, L., Über die Morphologie der Ulotricheen. Bull. de l'acad. des sc. de St. Pétersbourg 1876. **21.** p. 529.

5. Oedogoniaceae.

Unsere Familie gehört zu den bestuntersuchten Algengruppen. Wir sind in der Lage, allerlei kleine Notizen unberücksichtigt zu lassen und uns auf relativ wenige saubere Arbeiten zu stützen. Nachdem de Bary etwas vorgearbeitet, wurde Pringsheim's Abhandlung grundlegend für die Kenntnis des Entwickelungsganges der Oedogoniaceen, Ergänzungen dazu lieferten Juranyi und besonders Klebahn. Stahl beschrieb eine neue Gattung. Strasburger untersuchte die schon von Hofmeister, Dippel u. a. studierte Zellteilung mit neuen Methoden, und endlich Hirn lieferte eine treffliche Monographie mit Abbildungen aller Spezies, in welcher er auch manche historische Daten erwähnt, die wir hier übergehen mußten.

Die Familie besitzt drei Gattungen. Das unverzweigte Oedogonium (Fig. 140) und die vielfach verästelte und mit charakteristischen Haaren versehene Bulbochaete (Fig. 137) sind kosmopolitische Algen des Süßwassers. Sie bevorzugen ruhige Orte, ohne daß damit natürlich das Vorkommen einzelner Arten in Bächen usw. ausgeschlossen wäre. Stahl's Oedocladium (Fig. 138) ist Landpflanze.

Hafter. Alle Wasseroedogoniaceen sind zum mindesten in der Jugend festgewachsen und zwar häufig mit Hilfe von farblosen, lappig-kralligen Fortsätzen der basalen Zelle (Fig. 137, *2*, *3*. Fig. 139, *8*), welche gelegentlich zu einer Miniaturhaftscheibe seitlich zusammenschließen. Diese Haftorgane werden nicht durch Zellwände von der Mutterzelle abgegliedert.

Es gibt aber auch noch einen anderen Befestigungsmodus, den Hirn in Erinnerung gebracht: die Basalzelle ist halbkugelig, ja fast scheibenförmig abgeplattet (Fig. 139, *9*).

Zellbau.

Die einzelnen Zellen der Oedogoniaceen lassen oft schon im lebenden Zustande einen recht großen Zellkern deutlich erkennen. Ein großes, von großen Maschen gitterförmig durchbrochenes Chromatophor liegt überall zylindermantelähnlich der Wand an. Dasselbe weist Pyrenoide in gewissen Abständen auf, führt aber auch so reichliche Stromastärke (Fig. 135), daß die Anordnung des Ganzen häufig stark verdeckt wird.

Teilung.

Das Interessanteste an den Oedogoniaceen ist die Membran und deren Verhalten bei der Teilung der Zelle.

Die Anfänge neuer Wandungsteile werden bemerkbar durch Anlage eines zunächst dünnen Zelluloseringes (Fig. 136, *4*) in geringer Entfernung von dem apikalen Ende der zu teilenden Zelle. Der Ring schwillt an zu einem dicken Wulst, welcher die Zelle umzieht (Fig. 136, *5*, *1*).

Der Ringwulst sitzt nur (Fig. 136, *5*) mit schmaler Basis der Mutterzellwand an, er erscheint geschichtet und läßt im optischen Durchschnitt, besonders leicht etwa in der Mitte, eine annähernd kreisförmige Grenze erkennen. Diese trennt auch zwei stofflich differente Regionen, denn der äußere Teil gibt Zellulosereaktion, der innere nicht, wie STRASBURGER in Bestätigung älterer Angaben

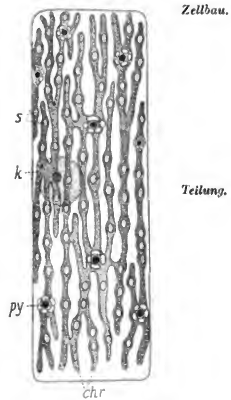


Fig. 135. *Oedogonium*-Zelle n. SCHMITZ. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *s* Stromastärke.

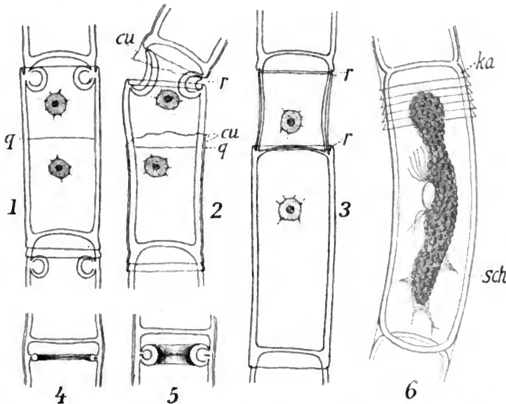


Fig. 136. *1*—*3* Zellteilung bei *Oedogonium Borisianum* n. HIRN. *4*, *5* Ringbildung bei *Oed. tumidulum* n. STRASBURGER. *6* Zoosporenbildung bei *Oed. gemelliparum* n. PRINGSHEIM. *q* Querwand. *cu* Cuticula. *r* Rißstelle. *ka* Kappe. *sch* Scheide.

berichtet. Der ganze Ring dürfte gallertige Konsistenz haben, denn er färbt sich ebenso wie die junge aus ihm hervorgehende Membran nach Klebahn intensiv mit Hämatoxylin, was für die älteren Membranen nicht mehr zutrifft.

Ist der Ring annähernd fertiggestellt, dann teilt sich der Zellkern im wesentlichen nach bekanntem Schema, und zwischen den genäherten Tochterkernen bildet sich eine zarte Zellulosemembran (*q* Fig. 136, *1*), welche aber nach übereinstimmenden Angaben von Strasburger und Klebahn (im Gegensatze zu Wille) an der Mutterzellmembran nicht befestigt ist. Sie bildet also vorläufig eine bewegliche Platte.

Nach Strasburger ist in der Mitte des Zelluloseringes bereits ein kleiner Spalt sichtbar (Fig. 136, *4*, *5*). Ihm gegenüber reißt jetzt die alte Membran auf und zwar so (nach Hirn), daß die Cuticula unregelmäßig zerfetzt wird (Fig. 136, *2*), während die Innenschichten glatt durchschnitten erscheinen. Nun streckt sich, wohl unter starker Turgordehnung, der Zellulosering recht rasch zu einer zylindrischen Membran, welche nur noch in einer schmal ringförmigen Zone (Fig. 136, *3*, *r*, *r*) mit dem oberen und unteren Stück zusammenhängt. Das bedeutet ein erhebliches Längenwachstum der neugebildeten oberen Tochterzelle; aber auch die untere streckt sich und schiebt die ursprünglich tief unten gelegene junge Querwand (*q*) bis an die Rißstelle der alten Membran, und hier erst dürfte sie sich an den Rändern der Mutterzellwand festlegen (Fig. 136, *3*).

Mancherlei Details bezüglich der Entstehung des Ringwulstes und seiner Struktur werden nicht von allen Beobachtern gleichmäßig angegeben. Ich bin im wesentlichen Strasburger's und Hirn's Angaben gefolgt. Wille's Auffassungen weichen ein wenig davon ab. Ich verweise auf die Originalarbeiten und bemerke, daß die Autoren auch die ältere Literatur behandeln.

Pringsheim schon bezeichnete den oberen kleineren Teil der zerrissenen Membran als Kappe, den unteren als Scheide. Ältere Fäden von Oedogonium zeigen nun häufig an gewissen Zellen, welche in mehr weniger großen Abständen voneinander in der Kontinuität des Fadens liegen, eine erhebliche Zahl solcher Kappen übereinander, und an diesen ist bekanntlich jedes Oedogonium sofort als solches zu erkennen (Fig. 136, *6*). Die Erscheinung hat ihren Grund darin, daß nicht alle Oedogonienzellen gleichmäßig teilungsfähig sind; nur diejenigen, welche bereits eine Kappe gebildet hatten, entwickeln deren mehrere, indem immer neue Zelluloseringe unmittelbar unter der älteren, voraufgehenden entstehen und dementsprechend natürlich auch neue Zellen.

Die Zellteilungen der reich verzweigten Bulbochaete (Fig. 137) verlaufen, was die Ringbildung betrifft, fast ebenso wie bei Oedogonium. Während aber bei dieser Gattung die teilungsfähigen Zellen interkalar an verschiedenen Stellen des Fadens liegen, ist es bei Bulbochaete stets die basale Zelle eines Sprosses oder eines Astes, welche Teilung und Wachstum einleitet und bedingt. Wir verfolgen das am besten an einigen Bildern von Keimlingen nach Pringsheim.

Nachdem die Zoospore sich festgesetzt und mit Membran umgeben hat, wird am Scheitel bald farbloses Plasma sichtbar. Dasselbe wird durch eine Querwand abgegliedert (Fig. 137, *2*) und wächst zu einem Haar aus, indem es die alte Membran als Kappe beiseite schiebt. Hier, wie bei allen anderen Haarbildungen an älteren Sprossen, wird die Querwand normal, d. h. ohne voraufgehenden Ring gebildet. Unter der Basis der Haarzelle entwickelt sich dann ein Ring (Fig. 137, *2*, *rg*), ihm folgt die Bildung einer neuen Zelle nach oben hin (Fig. 137, *3*). Jetzt aber

entsteht bei einer neuen Teilung der Ring nicht an der Basis der emporgehobenen Kappe, sondern am oberen Rande der stehengebliebenen Scheide (*rg* Fig. 137, *3*). Da sich dieser Prozeß wiederholt, müssen also von der basalen Zelle aus die Sprosse gleichsam hinaufgeschoben werden und jede Zelle eines Fadens kann nur eine Kappe tragen.

Die Zweigbildung vollzieht sich analog. Neben dem ursprünglich terminalen Haar (*th*), sowie auch neben jeder grünen Gliederzelle (*g*) eines Sprosses bildet sich ein Haar (*sh*), welches die Muttermembran durchbricht und von dieser später an der Basis umscheidet wird. Unter der Haarzelle (*sh*) entsteht ein Ring (*rg*), welcher einer neuen grünen Zelle den Ursprung gibt. Damit ist die Zweiganlage geschaffen, und diese wächst nun an ihrer Basis (*b* Fig. 137, *1*) genau so wie der Hauptsproß. Weitere Einzelheiten schildert PRINGSHEIM.

STAHL's eigenartiges Oedocladium Protonema (Fig. 138) hat keine Haftscheibe, vielmehr kriecht der Hauptstamm auf dem feuchten Boden und entsendet ins Substrat farblose Seitenzweige. Über den Boden erheben sich dann verzweigte Fäden. Unter- und oberirdische Achsen können ineinander übergehen.

Die Fäden wachsen fast ausschließlich durch Teilung der Endzellen, welche flach konisch zugespitzt erscheinen (Fig. 138, *5*). Der bekannte Zellulosering entsteht am unteren Rande des Membrankegels und die nach Zerreißen desselben gebildete Kappe bleibt bisweilen nur in losem Zusammenhange mit den übrigen Membranteilen. Dann wird sie häufig schon bei der Streckung des Ringes abgestreift und hängt an der Scheide. In anderen Fällen wird der feste Verband zwischen Kappe und Tochterzellmembran gewahrt und dann resultieren die bekannten Sammelkappen (Fig. 138, *5*).

Die Zweigbildung wird durch Zelluloseanhäufung am apikalen Ende einer Zelle eingeleitet. Dann reißt die Membran mit einem Ring auf und der Ast tritt seitlich hervor (Fig. 138, *3*). Der Zweig wächst wieder nur an seiner Spitze.

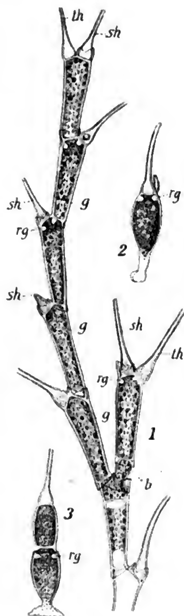


Fig. 137. *Bulbochaete setigera* *Dauerzellen.* n. PRINGSHEIM. *rg* Ring, *th* Terminalhaar, *sh* Seitenhaar, *g* grüne Gliederzelle, *b* Astbasis.

Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt überall durch Zoosporen; andere Modalitäten sind bei Oedogonium und Bulbochaete nicht bekannt, es sei denn, daß man das Auswachsen abgebrochener Fäden besonders in Rechnung setzen wollte. Oedocladium dagegen bildet außerdem Dauersprosse. An normal vegetierenden Pflanzen treten sie gewöhnlich unterirdisch auf (Fig. 138, *1*, *ds*), können aber, z. B. infolge von Eintrocknen, auch leicht oberirdisch entstehen. Zwei bis drei, gelegentlich auch mehr nebeneinander liegende Zellen schwellen bauchig an, füllen sich mit Reservestoffen (Öl und Stärke) und nehmen eine rote Färbung an. Diese

Gebilde — die den Rhizomen oder Knollen höherer Pflanzen physiologisch völlig entsprechen — vertragen mehrmonatliches Austrocknen und werden dann bei Benetzung usw. zu neuen Pflanzen.

Zoosporen. Die Zoosporen der Oedogonien, Oedocladien und Bulbochaeten sind ovale bis fast kugelige Körper mit einem relativ breiten Mundende, welches aus durchsichtigem, offenbar ziemlich dichtem Plasma besteht (Fig. 139, *3*). Wo das Mundstück an die chlorophyllführende Plasmamasse angrenzt,

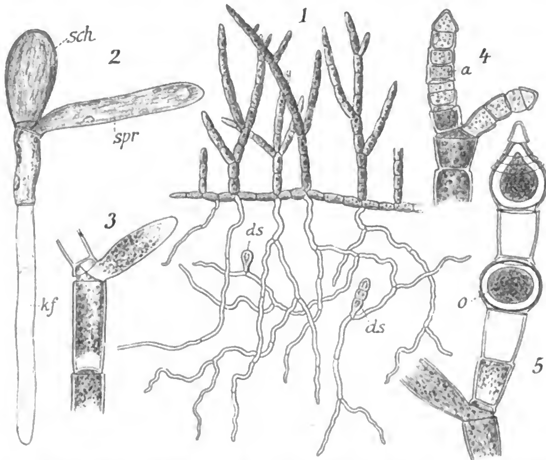


Fig. 138. *Oedocladium Protonema* n. STAHL. *1* Ganzes Pflänzchen. *2* Keimende Dauerzelle. *3* Verzweigung. *4* Antheridien. *5* Oogonien am Ende der grünen Triebe. *ds* Dauersprosse. *a* Antheridien. *o* Oogonien. *sch* Schwärmer mit Membran umgeben. *kf* Keimfaden. *spr* erster Sproß.

entspringt ein Kranz von zahllosen Cilien. Ein Augenfleck ist nicht vorhanden. Die abweichende Gestaltung, speziell die seitliche Insertion der Cilien, erscheint weniger auffallend, nachdem STRASBURGER zeigte, daß auch bei Cladophora u. a. die Cilien einer hyalinen Papille seitlich ansitzen.

Die Schwärmer entstehen einzeln in der Mutterzelle, und zwar sind sie in derselben so orientiert, wie Fig. 136, *6* angibt, d. h. das helle Vorderende mit den Geißeln liegt der Längswand an. Einzelheiten über die Entwickelung geben wir später. Ist die Zoospore fertiggestellt, so zieht sich das ganze Plasma ein wenig zusammen und bald erfolgt der Austritt, indem die Mutterzelle durch einen Ringriß (Fig. 139, *1*) aufspringt und auseinander klappt. Die Zoospore drängt sich heraus, zunächst noch von einer dünnen Hüllblase (*hb*) umgeben; später sprengt sie diese und eilt davon.

KLEBS hebt unter Erinnerung an ältere Angaben hervor, daß die Zoosporenbildung stets am oberen Ende der Fäden beginnt und nach unten fortschreitet. Zerschnittene Fäden beginnen an der der Wunde zunächst gelegenen Zelle. Daraus darf geschlossen werden, daß die zoosporenbildenden Reize an den Enden der Fäden zuerst einwirken.

Die Schwärmsporen der Oedogoniaceen keimen sofort. Sie setzen sich bei vielen Oedogonien und bei Bulbochaete mit dem farblosen Mundende fest (Fig. 139, 7, 8), umgeben sich mit Membran, treiben Haftfortsätze und

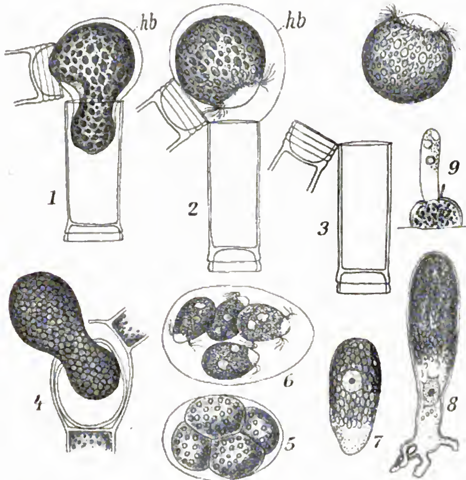


Fig. 139. *1—3* Zoosporenentleerung bei *Oedogonium concatenatum* n. HIRN. *4—6* Schwärmerbildung aus der Hypnozygote n. JURANYI. *7, 8* Keimlinge von *Oed. concatenatum* n. HIRN. *9* dies. von *Oed. rufescens* n. SCHERFFEL.

werden zu neuen Fäden, indem der erste Zellulosering an dem ursprünglichen Hinterende des Schwärmers gebildet wird (s. auch FRITSCH). Unter Umständen kann der Keimling ein- bis wenigzellig bleiben und sofort zu erneuter Zoosporenbildung schreiten. Die Wachstumsrichtung der Tochterindividuen steht in diesen Fällen, nach dem was über die Entwickelung der Schwärmer gesagt wurde, senkrecht zu derjenigen der Mutterpflanzen.

Das ist wohl nicht der Fall bei den Oedogonien mit kugeliger Fußzelle. Bei diesen setzt sich der Schwärmer, wenn ich SCHERFFEL recht verstehe, nicht mit dem Mundende fest, sondern saugt sich dem Substrat mit der Flanke unter schwach amöboider Bewegung an, etwa so wie die großen Zoosporen von Ulothrix (S. 198). Dann umgibt sich die etwa halbkugelige Zelle mit Membran und entsendet später unter Absprengung eines Deckels

den aufgerichteten Faden (Fig. 139, *9*). Die Fußzelle allein kann vor Bildung eines Fadens unter ungünstigen Umständen eine Zoospore bilden, welche ebenfalls nach Absprengung eines Deckels ausschlüpft — ein für Oedogonium etwas auffallendes Bild.

Oedocladium bildet auch bei der Keimung keine Haftscheibe. Nachdem die Schwärmer mit Membran umhüllt sind, entsteht ein Zellulosering am unteren Ende, dem farblosen Teile des Schwärmers entsprechend. Hier tritt dann auch der Keimfaden hervor (Fig. 138, *2*) und wächst abwärts; neben ihm entwickelt sich der erste junge Sproß. Im einzelnen sind nach STAHL mancherlei Abweichungen vorhanden, die hier kaum erörtert zu werden brauchen.

Oogonien. Die Oogonien entstehen bei den Oedogoniaceen durch charakteristische Aufschwellung von Fadenzellen. Vorbereitende Teilungen, welche bei den einzelnen Spezies etwas verschieden, aber gesetzmäßig sind (PRINGSHEIM, KLEBAHN), bestimmen die Oogoniummutterzelle. Diese erfährt nun bei Oedogonium zwecks definitiver Ausgestaltung des Oogoniums noch eine Teilung. Solche beginnt in bekannter Weise mit einem Zellulosering, wenn aber dieser sich zu strecken beginnt, erweitert sich die obere Tochterzelle kugelig und treibt die noch dehnbaren Teile der Wand bauchig auf (Fig. 140, *2*).

Die untere Tochterzelle, wir nennen sie mit PRINGSHEIM Stützzelle (*st*), verbleibt in der Scheide, kann danach nicht aufgetrieben werden und bewahrt häufig den Charakter der üblichen Fadenzellen. Bisweilen indessen erscheint die Stützzelle mehr oder weniger reduziert, die letzte zur Eibildung führende Teilung ist nämlich unter solchen Umständen eine ganz ungleiche; die Stützzelle wird sofort kleiner angelegt und wächst nur wenig nach. Schon die Kerne weisen gleich nach der Teilung Größendifferenzen auf; außerdem geht der größte Teil von Plasma, Chlorophyll und Reservestoffen in die obere Zelle über, die untere erscheint inhaltsarm, fast farblos, das ist aus Fig. 140, *3* leicht ersichtlich, in welcher die mit *o* bezeichnete Zelle ein ganz junges Oogon vor der Aufschwellung darstellt.

Die weniger scharf hervortretenden Stützzellen, welche genügend Material behielten, können ihrerseits neue Oogonien produzieren, natürlich nach erneuter Teilung. Auch für inhaltsärmere Zellen gilt dasselbe, nur bedarf es bei ihnen längerer Zeit, um vorher Reserve- und Baumaterial zu beschaffen.

Oedocladium verhält sich ähnlich wie Oedogonium. Bulbochaete weicht insofern ab, als die kugelige Oogoniumzelle nicht in einem, sondern in zwei Teilungsakten gebildet wird. Die in Fig. 140, *6* abgebildete Anlage ist durch erstmalige Sprengung eines Zelluloseringes (bei *r*) entstanden, *st'* ist die erste Stützzelle. Das entspricht dem Verfahren bei den Oedogonien, nur ist die Stützzelle nicht bis zum oberen Rande (*r*) der Scheide vorgewachsen. Nach Anlage eines neuen Zellstoffringes bei *r'* wird die Membran wieder gesprengt; jetzt nimmt das Oogon seine definitive Größe an und bildet zudem die zweite Stützzelle (*st''*), welche in der Regel sehr inhaltsarm ist. Nur der Kern ist leicht erkennbar. Die Folge der eben geschilderten Entwickelung ist, daß die Oogonien von Bulbochaete immer durch zwei halbkugelige Membranstücke oben und unten schalig umschlossen werden (Fig. 140, *6*).

In den jungen Oogonien liegt das Plasma der Wand vollständig an. Schon während dieser Zeit wölbt sich bei Oed. Boscii nach KLEBAHN eine

kleine Partie der Oogoniummembran papillenartig vor (Fig. 140, *4*), und zudem wird jener Papille von innen her eine weiche Zelluloselamelle (*l*) angelagert. Die äußere Papille reißt (Fig. 140, *4*) zeitig auf, dann zieht sich das gesamte Plasma zu einem kugeligen oder eiförmigen Körper zusammen;

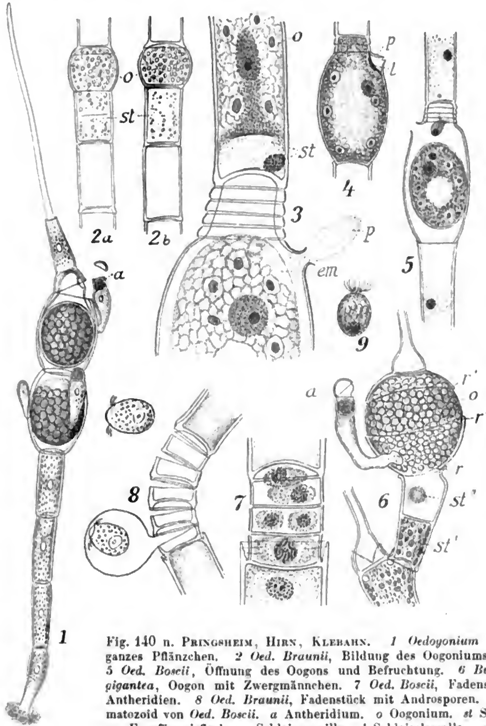


Fig. 140 n. Pringsheim, Hirn, Klebahn. *1 Oedogonium ciliatum*, ganzes Pflänzchen. *2 Oed. Braunii*, Bildung des Oogoniums. *3*, *4*, *5 Oed. Boscii*, Öffnung des Oogons und Befruchtung. *6 Bulbochaete gigantea*, Oogon mit Zwergmännchen. *7 Oed. Boscii*, Fadenstück mit Antheridien. *8 Oed. Braunii*, Fadenstück mit Androsporen. *9* Spermatozoid von *Oed. Boscii*. *a* Antheridium. *o* Oogonium. *st* Stützzelle. *em* Empfängnisfleck. *p* Schleimpapille. *l* Schleimlamelle. *r* Ringriß.

an ihm wird ein heller, wie üblich aus körnigem Plasma bestehender Empfängnisfleck (Fig. 140, *3*) deutlich erkennbar, nachdem er schon vorher schwächer angedeutet war.

Nun verschleimt die äußere Papille vollständig (Fig. 140, *3*), es entsteht eine Öffnung mit zurückgebogenen Rändern (Fig. 140, *5*), und der

Weg durch diese wird vollends dadurch frei, daß die innere Lamelle ebenfalls verquillt.

Viele Oedogonium- und wohl alle Bulbochaete-Arten verhalten sich dem Oed. Boscii ähnlich, höchstens mögen Differenzen in der Größe des Empfängnisfleckes bestehen, eine Anzahl von Oedogonien aber weist einen komplizierteren Öffnungsmechanismus auf. Hier reißt das Oogon am oberen Ende auf, das Oberende des Fadens biegt sich knieförmig zurück und nun wird, wohl unter Beteiligung des Plasmas der Eizelle, eine Art Eingangsrohr gebildet, das PRINGSHEIM im einzelnen schildert (Fig. 140, *1*).

Antheridien. Bei einer nicht übermäßig großen Zahl von Arten der Gattung Oedogonium und bei Oedocladium werden die Antheridien direkt aus den normalen Fäden gebildet. Die einzelnen Spezies können monöcisch oder diöcisch sein.

Zwecks Entwickelung dieser Organe werden eine oder mehrere lange Fadenzellen in kurze scheibenförmige Stücke zerlegt. Unter stets erneuerter, gelegentlich wohl auch unvollkommener Ringbildung werden vom apikalen Ende einer jeden Zelle her zirka drei bis vier scheibenförmige resp. ganz kurz zylindrische Zellen abgeschnitten, bis unten eine sterile Zelle übrigbleibt, welche der Stützzelle der Oogonien entsprechen mag (Fig. 140, *7*). Mit diesen Teilungen hat es bei Oedogonium Boscii u. a. sein Bewenden, bei anderen Arten aber werden die Scheiben durch sekundäre Wände noch weiter zerlegt. Ist die definitive Zahl der Scheibenzellen erreicht, so wird in einzelnen Zellen der ganze Inhalt derselben zum Spermatozoid umgewandelt, meistens aber gehen aus ihm je zwei männliche Zellen hervor (Fig. 140, *7*), welche neben- oder seltener übereinander gelagert nach PRINGSHEIM in gewissen Fällen durch eine zarte Membran, sonst nur durch plasmatische Schichten geschieden sind.

Die Spermatozoiden werden durch einseitiges Aufreißen und Knickung der Fäden frei (vgl. Fig. 140, *8*). Sie repetieren im wesentlichen die Form einer Zoospore im kleinen, haben also den Wimperkranz am hellen Vorderende. Der Kern liegt nach KLEBAHN weit nach hinten (Fig. 140, *9*); die Färbung ist hellgrün, gelegentlich auch wohl gelblich.

Das Gesagte gilt aber, wie schon angedeutet, nicht für alle Oedogoniaceen. Bei einer erheblichen Zahl von Oedogonien und allen Bulbochaeten finden wir als Zwischenstufe sog. Zwergmännchen. Halten wir uns zunächst an Oed. diplandrum, so zerteilen besondere Fäden einzelne ihrer Glieder in Scheibenzellen, genau so als ob Antheridien gebildet werden sollten. Auch das Grün geht in eine gelbe Färbung über. Sodann entleert jede Scheibe statt zweier Spermatozoiden (Fig. 140, *8*) einen spermatozoidähnlichen Schwärmer, den wir als Androspore bezeichnen. Statt nämlich in das Oogon einzuschlüpfen, wie man nach ihrer Entstehung wohl erwarten möchte, setzen sich die Androsporen auf weiblichen Fäden, besonders in der Nähe von Oogonien, ja auf diesen selbst fest. Mit Membran umgeben stellen sie eiförmige Zellen (die Zwergmännchen) dar, in deren Innern sich je zwei Spermatozoiden entwickeln. Diese heben einen Deckel auf dem Scheitel der Mutterzelle ab und gelangen in die Oogonien. Ihre Form entspricht derjenigen bei den androsporenlosen Formen.

Die übrigen Oedogonien und die Bulbochaeten weichen von dem eben geschilderten Verhalten nur in untergeordneten Punkten ab: die Androsporen entstehen auf den nämlichen Individuen wie die Oogonien, sie sind meistens grün gefärbt und auch wohl gelegentlich etwas größer. Die Zwergmännchen sind mehrzellig, sie haben eine Art Stützzelle (Fig. 140,

1, 6), mit der sie sich festheften; die Antheridien entstehen in Gestalt von zwei und mehr scheibenförmigen Zellen auf deren Scheitel.

PRINGSHEIM bezeichnete die mit Androsporen und Zwergmännchen versehenen Arten als „gynandrosporische", indem er sie als Zwischenglieder zwischen monöcischen und diöcischen Formen ansah. Aber schon JURANYI wies darauf hin, daß Oed. diplandrum dieser Meinung im Wege stehe. Die Zwergmännchen stellen wohl eine Anpassung dar, welche das Aufsuchen der Oogonien seitens der Spermatozoiden sichern resp. erleichtern soll. Insofern darf man auch nicht von einer besonderen Generation reden. Man wird die Androsporen kaum von den Zoosporen herleiten können, dagegen hat man in ihnen bei Oedogonium diplandrum wohl nichts anderes als ausgeschlüpfte Spermatozoidmutterzellen zu sehen, welche den letzten Abschluß ihrer Entwickelung in unmittelbarer Nähe der Oogonien vollziehen. Auch die übrigen Androsporen scheinen mir in ähnlicher Weise verständlich zu sein. Die Entwickelung der Antheridien wird an einer Stelle unterbrochen und an einer anderen fortgesetzt. Spermatozoiden als solche würden kaum keimfähig sein, warum es deren Mutterzellen nicht sein sollten, ist nicht einzusehen.

Die Befruchtung der Oedogonien als solche bietet keine Besonderheiten. *Befruchtung.* Im Leben ist das Eindringen der männlichen Zellen in die Öffnung des Oogons (vgl. Fig. 140, *5*) wohl am leichtesten an Oedogonium diplandrum mit seinen knallgelben Spermatozoiden zu verfolgen. KLEBAHN beobachtete die Verschmelzung der Sexualkerne an Oedogonium Boscii. Ob der Empfängnisfleck stets eine wesentliche Rolle spielt, bleibt zweifelhaft.

Nach der Befruchtung erfolgt die übliche Aufspeicherung von Reservesubstanzen, Rotfärbung, Membranverdickung usw. in den Zygoten.

Die Ruhezeit scheint nicht immer eine lange zu sein, denn JURANYI sah bei Oedogonium diplandrum ziemlich bald Keimung eintreten. Diese *Keimung.* erfolgt bei Oedogonium und Bulbochaete in der Weise, daß der noch rot gefärbte Inhalt aus der aufreißenden Membran ausschlüpft (Fig. 139, *4*), umgeben von einer zarten Wand oder „Blase", deren Herkunft im einzelnen nicht ganz klar liegt. Die ausgetretene Plasmamasse zerfällt dann in vier Schwärmer von bekannter Form. Diese, anfangs noch farbig, verlassen die Blase, werden allmählich grün und keimen wie die aus den Fäden stammenden Zoosporen.

Auf Grund der PRINGSHEIM'schen Erörterungen hat man häufig für die Oedogonien einen Generationswechsel angenommen resp. von Generationszyklen gesprochen. Die Auffassung dürfte nach den Resultaten der KLEBSschen Untersuchungen an anderen Algen schon unwahrscheinlich sein, und tatsächlich zeigen denn auch seine speziell auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen, daß aus jeder Schwärmspore, mag sie einem Faden oder der Oospore entstammen, „alles" werden kann. KLEBS studierte Oedogonium diplandrum. Übertragung aus fließendem in ruhiges Wasser löst sowohl Zoosporen- als Oogonienbildung aus. Zoosporenbildung wird außerdem durch Temperatursteigerung um 5° und mehr ausgelöst, vorausgesetzt, daß die Anfangstemperatur 10° nicht übersteigt. Auch in Rohrzuckerlösung ist Zoosporenbildung zu erzielen. Während anorganische Salze die Erzeugung von Sexualorganen hemmen, wird diese durch ziemlich intensives Licht sicher ausgelöst. Oedogonium capillare bildet Zoosporen bei längerem Aufenthalte im Dunkeln usw.

Nach allen vorliegenden Daten schließen sich die Oedogoniaceen über

Cylindrocapsa an die Ulotrichaceen an. Mit Recht betrachtet WILLE speziell die Bulbochaeten als Endglied einer Entwickelungsreihe, und das gleiche wird man für Oedocladium wohl anerkennen müssen.

Literatur.

BARY, DE, Über die Algengattungen Oedogonium und Bulbochaete. Abh. d. Senckenberg. Naturf.-Ges. zu Frankfurt 1854. **1.** p. 29.

FRITSCH, E. F., The structure and development of the young plants in Oedogonium. Ann. of bot. 1902. **16.** p. 467—487.

HIRN, K. E., Monographie und Ikonographie der Oedogoniaceen Helsingfors 1900. 4⁰. 398 S.

JURANYI, L., Beiträge zur Morphologie der Oedogonien. Pringsh. Jahrb. 1872. **9.**

KLEBAHN, H., Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von Oedogonium Boscii. Pringsh. Jahrb. 1892. **24.** p. 244.

PRINGSHEIM, N., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. I. Morphologie der Oedogonien. Pringsh. Jahrb. 1858. **1.** p. 1.

SCHERFFEL, A., Einige Beobachtungen über Oedogonien mit halbkugeliger Fußzelle. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1901. **19.** p. 557—64.

STAHL, E., Oedocladium protonema, eine neue Oedogoniaceengattung. Pringsh. Jahrb. 1891. **23.** p. 339.

STRASBURGER, E., Histologische Beiträge I.

—— Dass. IV. Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Jena 1892.

—— Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena 1880. p. 187.

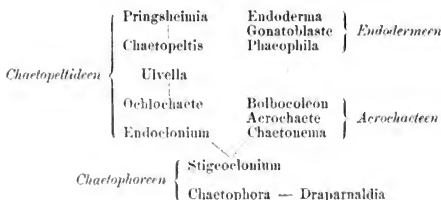
WILLE, N., Algolog. Mitteilungen. IV. Über die Zellteilung bei Oedogonium. Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 443.

β. Chaetophoreenreihe.

6. Chaetophoraceae.

Die Familie führt, wie leicht ersichtlich, ihren Namen von den im übrigen recht verschiedenartigen Haarbildungen, welche den meisten Vertretern derselben zukommen. Sie ist fast über alle Weltteile, besonders in den gemäßigten Zonen, verbreitet.

Ich rechne dazu die Gattungen, welche im folgenden Schema verzeichnet sind. Dasselbe kennzeichnet zugleich einige Untergruppen.



Man sieht aus der vorstehenden Übersicht sofort, daß ich den Gattungen, welche WILLE in den „natürlichen Pflanzenfamilien“ als Chaetophoraceen zusammenfaßt, eine Anzahl anderer angegliedert habe, daß ich aber die Chroolepideen von jener Familie ausschließe. Das fordern die neueren Untersuchungen unbedingt.

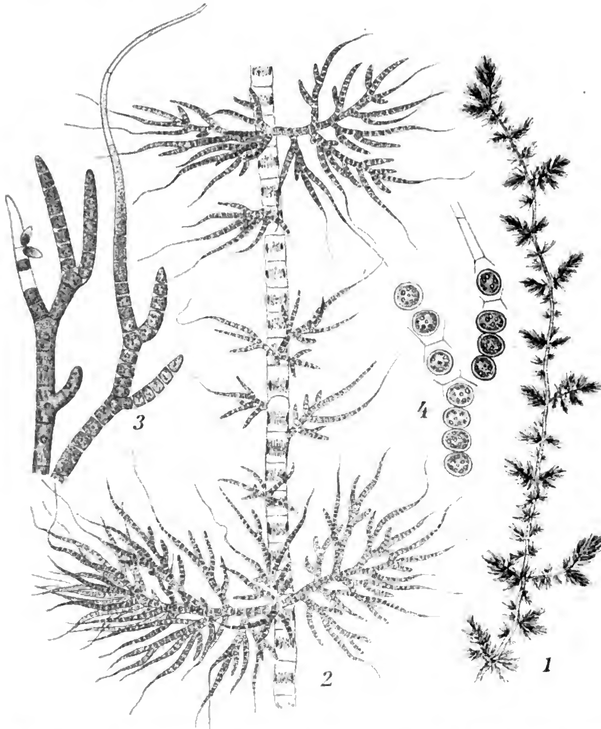


Fig. 141. *1* Zweig von *Draparnaldia*, schwach vergr. Orig. *2* Ein Stück dess., stärker vergr. Orig. *3 Chaetophora elegans*, Zoosporen bildender Ast n. THURET. *4 Draparnaldia glomerata*, Aplanosporen n. KLEBS.

Zwar sind die so, scheinbar zwangsweise, vereinigten Gattungen in ihren extremsten Formen außerordentlich verschieden, ich glaube aber doch,

daß sie sich ohne Zwang voneinander herleiten lassen — ihre vielfach epiphytische resp. parasitische Lebensweise prägte ihnen eben einen besonderen Wuchs auf.

Stigeoclonium und Draparnaldia sind nur aus dem Süßwasser bekannt, auch Chaetophora bevorzugt dasselbe, andere Gattungen aber finden sich im Brack- und Seewasser, sie entsenden höchstens einige Vertreter in das süße Wasser. Zu den salzliebenden Formen gehören Acrochaete, Bolbocoleon, Pringsheimia, Ulvella, Endoderma usw.

Eine Anzahl Chaetophoraceen-Gattungen hat HUBER experimentell und literarisch sauber bearbeitet, über andere Formen ist die Literatur, auch in älteren Werken, ziemlich zerstreut; wir führen sie zum Teil unten auf. Über die Fortpflanzung haben nach NÄGELI und THURET KLEBS, GAY u. a. berichtet.

Chaetophoreen. Draparnaldia, wohl die höchst gegliederte Chaetophoree, besitzt Langtriebe, deren Gliederzellen groß, hell und nur mit einem relativ schmalen Chromatophorenbande ausgerüstet sind (Fig. 141, *2*). Die Langtriebe ihrerseits tragen Kurztriebe, kenntlich an der büscheligen Verzweigung und dem tiefgrünen, stark vortretenden Chromatophor in den Einzelzellen. Die kleineren Sprosse dieser Art stehen an den Hauptachsen zerstreut, die größeren dagegen sind in Quirlen meist zu drei bis vier angeordnet (Fig. 141, *2*). Die Büschel stellen die Assimilatoren dar und besorgen gleichzeitig die Fortpflanzung. Die hellen Achsen fungieren wohl nur als Träger der Kurztriebe. Der Hauptsproß setzt sich nach unten direkt in ein Rhizoid fort, und dies Haftorgan wird verstärkt durch andere, welche aus den drei bis sechs untersten Gliederzellen entspringen; auch an der Basis der Hauptäste werden die gleichen Organe gebildet, um gelegentlich das Aussehen von Berindungsfäden anzunehmen. Fast alle Zweiglein der Astbüschel enden mit mehreren, fast farblosen und stark verschmälerten Zellen, d. h. mit Haaren.

Das Wachstum erfolgt, wenigstens an älteren Zweigen, durch eine oder höchstens wenige Zellen, welche interkalar an der Basis der Haare liegen —, ein Anklang an Phaeophyceen. Jüngere Zweige weichen ein wenig ab. BERTHOLD, welcher diese Dinge genau studierte, gibt darüber Auskunft. Die ganzen Pflanzen pflegen in einen sehr weichen, fast flüssigen Schleim eingebettet zu sein, welcher offenbar aus den Membranen aller Zellen entsteht.

Der Aufbau von Stigeoclonium wird am besten verstanden, wenn wir die Keimung verfolgen. Aus den Schwärmern entwickeln sich (BERTHOLD) reich verzweigte Fäden, welche auf dem Substrat hinkriechen, diesem fest angeschmiegt (Fig. 142, *2*). Die Kriechfäden können so dicht liegen, daß sie sich berühren. Mit CIENKOWSKI nennen wir die Gesamtheit derselben die Sohle. Aus verschiedenen Zellen dieser erheben sich nun aufrechte Fäden (Fig. 142, *2asp*), welche sich verzweigen (Fig. 142, *1*). Die Verzweigung ist aber nicht so regelmäßig und reichlich wie bei Draparnaldia, immerhin kommen gelegentlich (Fig. 141, *3*) Quirläste vor. Die Zellteilungen sind kaum lokalisiert, fast jede Zelle kann sich weiter teilen. Viele Äste endigen mit Haaren. Ein Unterschied in der Ausbildung von Haupt- und Nebenachsen ist nicht vorhanden.

Die eben erwähnten Keimungsmodalitäten variieren nach BERTHOLD etwas, und nach FRITSCH verhalten sich manche Stigeoclonium-Arten sogar ganz abweichend. Sie bilden nämlich zunächst einen vertikalen Faden, und dieser entsendet nur Rhizoiden, welche die Festheftung besorgen. Eine

normale Sohle würde danach fehlen, und das Ganze möchte mit Draparnaldia in Parallele gestellt werden. Das ist plausibel. Da der Autor aber seine Keimpflänzchen nur aus den Wasserbassins der Kew-Gärten gefischt und keine eigentlichen Kulturen angestellt hat, wird man Bestätigung abwarten müssen.

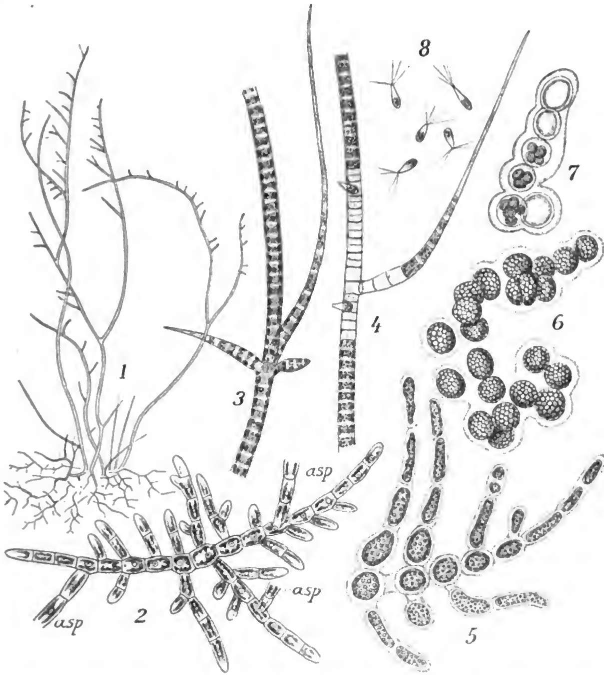


Fig. 142. *Stigeoclonium*. *1 St. tenue* Rabh., schwach vergr. n. Huber. *2 St. lubricum*. Sohle (*asp* aufrechte Sprosse) n. Berthold. *3, 4 St. protensum* n. Thuret. *5, 6, 7* Palmellastadien n. Cienkowski, *8* Zoosporen.

Besonders Klebs macht nun darauf aufmerksam, daß sowohl die Verzweigung als auch die Haarbildung derart variiert, daß die hieraus häufig entnommenen Speziesunterschiede völlig unhaltbar werden. Der Autor zeigte, daß man z. B. an Stigeoclonium tenue durch Agar-Agar die Verzweigung hemmen, durch Kultur in feuchter Kammer und einprozentiger

Nährlösung ganz bedeutend fördern kann, sodaß im letzteren Falle knäuelförmige Zweigsysteme zum Vorschein kommen. Auch das Licht wirkt auf die Zweigbildung, indem die Äste auf der stärker beleuchteten Seite in relativ größerer Zahl entstehen als auf der Schattenseite und gegen das Licht hinwachsen. Die Haarbildung unterbleibt nach KLEBS im strömenden Wasser fast ganz, im stehenden treten die Haare oft massenhaft auf. — Die Gründe im einzelnen sind aber noch nicht klar. Ähnliches berichtet TILDEN über „Pilinia diluta“, die offenbar ein echtes Stigeoclonium ist.

Von den Zellen der Sohle können nach GAY, KLEBS u. a. noch Rhizoiden ausgehen, welche zur weiteren Festheftung beitragen.

Chaetophora besitzt eine Sohle wie Stigeoclonium von bald lockerer, bald festerer Beschaffenheit, und aus ihr erheben sich sehr zahlreiche aufrechte Fäden, die sich ungemein reich verzweigen. Da sich alle Äste annähernd radiär stellen und zudem auf gleicher Höhe endigen, entsteht bei Ch. pisiformis, elegans u. a. ein halbkugeliges Polster, das durch recht konsistente Gallerte, welche die Fäden einschließt, fast knorpelig wird. Ch. endiviaefolia wächst mit ihren Zweigenden nicht gleichmäßig, und so entstehen zierlich gelappte, geweihähnliche Körper von mehreren Zentimetern Durchmesser. Auch sie werden durch die ausgeschiedene Gallerte gefestigt.

Für Chaetophora schildert BERTHOLD ebenfalls die Verzweigung der Sprosse. Dieselbe ist monopodial bei Ch. elegans, sympodial bei Ch. pisiformis, später freilich erscheint sie häufig gabelig. Im Gegensatz zu Draparnaldia sind alle Zweige gleichwertig, die älteren, aber nur diese, bilden eine oft recht lange Haarspitze aus (Fig. 141, *3*), unterhalb welcher dann, wie bei Draparnaldia, ein interkalarer Vegetationspunkt liegt. Die nicht haarführenden Äste wachsen mit einer Spitzenzelle und zugleich durch interkalare Teilungen. Schwärmer werden aus fast allen Zellen der peripheren Äste gebildet (Fig. 141, *3*).

Acrochaeteen

Von Stigeoclonium resp. Chaetophora gelangt man unschwer, wie mir scheint, zu derjenigen Gruppe von Chaetophoreen, welche man vielleicht am einfachsten als Chaetonemeen oder auch als Acrochaeteen zusammenfassen könnte. Diese sind größtenteils dadurch ausgezeichnet (und für mich ist ihre Form auch dadurch bedingt), daß sie zwischen den Fäden oder Zellen anderer Algen hinkriechen (vgl. HUBER). So bewohnt Chaetonema irregulare Now. die Schleimmassen von Chaetophora, Coleochaete, Batrachospermum u. a. Die Sohle erscheint hier aufgelöst in Kriechfäden, welche die Gallerte des Wirtes durchwuchern. Von ihnen erheben sich vertikale Äste, die meist unverzweigt sind, aus wenigen Zellen bestehen und an ihrer Spitze das unvermeidliche Haar tragen. PRINGSHEIM's Bolbocoleon schließt sich leicht hier an und weiterhin Acrochaete repens Pringsh. (Fig. 143). Diese Art scheint ausschließlich auf die Paraphysen von Chorda und Laminaria angewiesen zu sein. In dem zwischen diesen liegenden Schleime breiten sich die Kriechfäden aus und von den letzteren erheben sich meist einzellige Äste in senkrechter Richtung. Diese, ursprünglich von einem Haar gekrönt, werden zu Zoosporangien resp. Gametangien.

Nicht alle Acrochaeten aber sind so harmlos, sondern Acrochaete parasitica treibt ihre Kriechfäden zwischen die epidermisähnlichen Zellen von Fucus und tötet diese, sowie einen Teil der darunter liegenden Rindenzellen.

ROSENVINGE's Arthrochaete reiht sich hier glatt an (vgl. Abschnitt über Parasitismus).

Eine gewisse Sonderstellung dagegen nimmt Chaetosphaeridium ein (KLEBAHN). Grüne flaschenförmige Zellen, von Scheidenhaaren gekrönt, erscheinen durch leere Schläuche verbunden, welche an der Basis der grünen Zellen entspringen. Die hier nicht im einzelnen zu schildernde Wachstumsweise erinnert an Mischococcus (S. 28), Chlorodendron (S. 137) u. a.

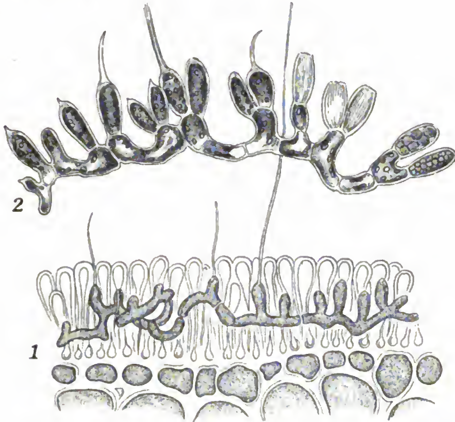


Fig. 143. *1 Acrochaete repens* zwischen den Paraphysen von *Laminaria* kriechend n. HUBER. 2 dieselbe isoliert n. PRINGSHEIM.

Als Endglied der Acrochaetenreihe dürfte Phaeophila gelten, jene Gattung, deren Kriechfäden meistens die stark verschleimten Mittellamellen von Florideen durchwachsen. Vertikale Äste sind vollends verschwunden. Haare entspringen direkt den Zellen der kriechenden Sprosse. Die beweglichen Fortpflanzungsorgane entstehen in den Zellen des Fadens; da diese aber im Gewebe des Wirtes oft recht tief liegen, befördern halsartige Verlängerungen der Sporangien die Schwärmer an die Oberfläche. Anzunehmen, daß diese Hälse den Haaren der nämlichen Gattung gleichwertig seien, steht nichts im Wege, wie mir scheint.

Nach HUBER kommt aber Phaeophila Floridearum Hauck nicht bloß zwischen Florideenzellen vor, sondern auch im äußeren Membranschleime derselben und ferner in den Membranen mariner Cladophoren. Mag das die gleiche oder eine nahe verwandte Spezies sein, auf alle Fälle dürften wir hier einen Übergang haben zu den von HUBER als Gonatoblaste bezeichneten und zu den größtenteils von ihm dem Endoderma zugezählten Formen. Das Charakteristikum aller dieser Arten ist ihr Vegetieren in den Membranen der verschiedensten Algen, so zwar, daß diese gespalten werden und der Parasit von der Cuticula oder cuticulaähnlichen Außenschicht überdeckt erscheint. Wir kommen im Abschnitt über Para- *Endodermeen.*

sitismus darauf zurück (vgl. indes Fig. 144). Alle fraglichen Formen präsentieren sich als mäßig verzweigte Fäden, und das Ganze hat gewöhnlich einen recht geringen Umfang, sodaß man wohl unbedingt an eine Reduktion infolge des Parasitierens denken muß. Im direkten Anschluß an Stigeoclonium kann man die ganzen Gebilde eventuell auffassen als eine verarmte und aufgelöste Sohle, die keine vertikalen Äste mehr entwickelt. Vielleicht wäre es nicht unzweckmäßig, die fraglichen Gestalten

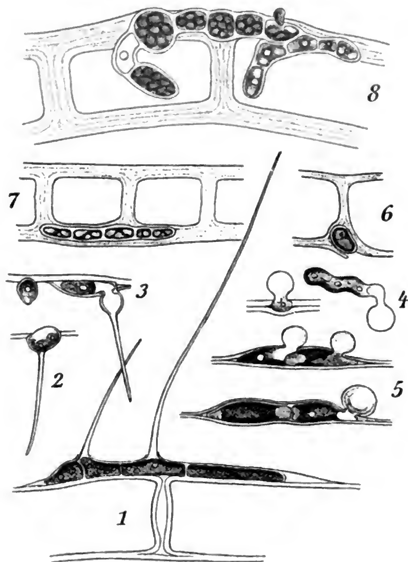


Fig. 144. *1—4 Endoderma Jadinianum* Hub. und dessen Keimung n. Huber. *5 End. leptochaeta* Hub. n. Huber. *6—8 End. Wittrockii* n. Wille.

als Endodermeen zusammenzufassen. Unter diesen gedeiht Gonatoblaste im Membranschleime der Zygnemafäden, Endoderma leptochaete und Jadinianum Huber leben in der Membran von Chaetomorpha, Cladophora u. a., senden aber feine Haare an die Oberfläche, indem sie die Cuticula des Wirtes durchbrechen (Fig. 144, *1*). Reinke's Endocladia (Endoderma) viridis, wohl die am längsten bekannte Form dieser Art, hat auf Bildung von Haaren fast ganz verzichtet (Fig. 144, *8*), sie vegetiert in den Membranen mariner Chlorophyceen (Derbesia usw.) oder Florideen. Hansgirg's Endocladia gracilis endlich lebt ähnlich auf Cladophoren des Süß-

wassers, dringt aber auch in abgestorbene Zellen des Wirtes ein. Alle Endodermeen bilden Fortpflanzungszellen in jeder beliebigen Gliederzelle.

Die hier konstruierte Reihe würde also, das mag noch betont sein, mit einer völlig haarlosen Form endigen.

Führt nach dem Gesagten ein gangbarer Weg von Stigeoclonium über Acrochaete zu Phaeophila und den Endodermen als Endgliedern einer

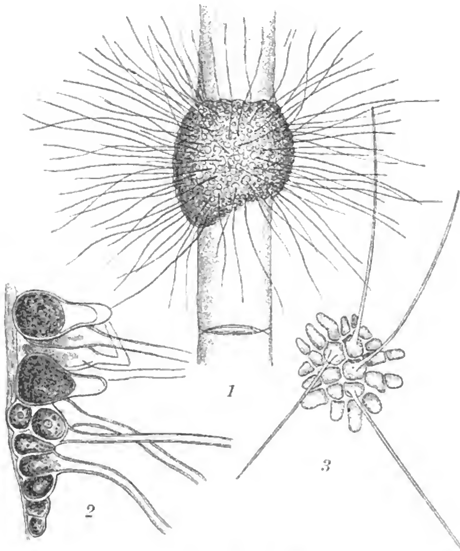


Fig. 145. *Ochlochaete ferox* n. Huber. *1* Erwachsene Pflanze auf einem Chaetomorphafaden. *2* dies., Zoosporen bildend. *3* Keimpflanze.

Reihe, so dürfte ein anderer vielleicht auf mancherlei Umwegen von Stigeoclonium aus zu Chaetopeltis, Ulvella und Pringsheimia führen. In einem Falle vollzieht sich eine Auflösung der Sohle zu Kriechfäden und eine Verlegung des ganzen Fortpflanzungsapparates auf diese; auf der anderen Seite erfolgt Konzentration der Sohle zu einer kompakten Scheibe, aber auch hier Reduktion aller vertikalen Fäden und Bildung der Zoosporen usw. aus dieser Scheibe. *Chaetopeltideen.*

Huber fand ein Stigeoclonium, dessen Sohlenfäden in tote Zellen von Lemnawurzeln eindringen und hier mehr weniger dichte Massen bilden. Solche Vorkommnisse könnten event. den Übergang zu dem noch

etwas unklaren Endoclonium bilden, das SZYMANSKI und FRANK beschrieben haben. Die Form lebt teils epiphytisch auf Lemna, teils endophytisch in den Atemhöhlen dieser Pflanze. Nicht ganz ausgeschlossen ist, wie KLEBS betont, daß einige von den Stadien, welche jene Autoren beschreiben, in den Entwickelungsgang von Protococcoideen hineingehören, und daß andere den Stigeoclonien direkt müssen eingereiht werden, wie FRITSCH neuerdings hervorhebt; immerhin dürfte einiges für die Gattung Endoclonium übrigbleiben. Waren bei dieser Gattung noch einige von der Sohle sich erhebende Fäden bemerkbar, so sind solche bei Ochlochaete (auf Cladophora usw.) ganz verschwunden. Die Pflanze beschränkt sich auf die Ausbildung eines flachen, scheibenähnlichen Körpers, von welchem sich nur zahlreiche hyaline Haare erheben (Fig. 145) — das Ganze entspricht unverkennbar der Sohle von Stigeoclonium und Chaetophora. Die Bildung der Schwärmer ist vollends in die Zellen der Scheibe verlegt (Fig. 145, *2*). Die Keimungsgeschichte sowohl als auch das Randwachstum (Fig. 145, *2*, *3*) aber zeigen noch deutlich, daß die Scheibe tatsächlich aus verzweigten Zellfäden gebildet wurde, die meistens sehr dicht aneinander rücken.

Ochlochaete hat vielfach noch recht unregelmäßige Umrisse. Demgegenüber ist die auf Meeresalgen lebende Ulvella (ROSENVINGE, OLTMANNS, HUBER, SNOW) fast kreisrund. Sie tut außerdem einen Schritt rückwärts insofern, als Haare (nach HUBER) nur noch selten von ihr entwickelt werden.

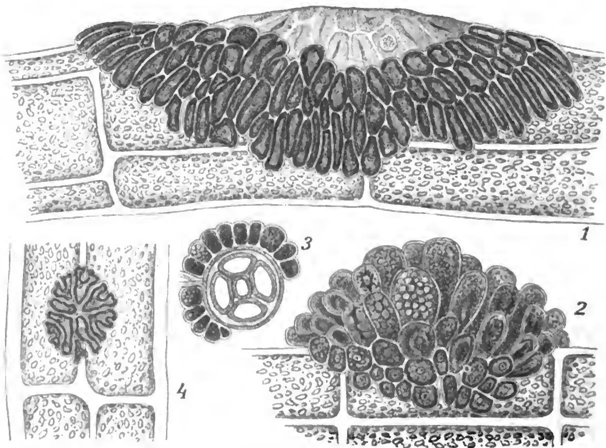


Fig. 146. *Pringsheimia scutata* n. REINKE's Atlas. *1* Ältere Scheibe, aus deren Mittelzellen die Schwärmer entleert sind. *2* Scheibe in Schwärmerbildung begriffen. *3* Querschnitt durch einen Sproß von *Polysiphonia* mit *Pringsheimia*. *4* Junge Scheibe auf *Polysiphonia*.

Das gleiche gilt für Chaetopeltis, der ihr Entdecker, Berthold, zeitweilig die Haare ganz abgesprochen hatte. Diese Gattung hält die Kreisform noch genauer inne als die vorgenannte; sie tritt auch von Anfang an als geschlossene Scheibe auf, die mit dem Randwachstum versehen ist, das wir noch oft genug ausführlicher werden zu erwähnen haben. An diese Gattungen Reinke's Pringsheimia anzuschließen, hat für mich keine Schwierigkeit. Die Alge bildet auf Polysiphonia usw. regelmäßige einschichtige Scheiben (Fig. 146) mit einem durch Fig. 146, *4* demonstrierten Randwachstum. Besonders die Mittelzellen der Scheibe liefern Schwärmer (Fig. 146, *2*). Haare fehlen völlig, aber Wachstumsweise, Fortpflanzung und Zellenbau stimmen meines Erachtens derart mit Ochlochaete u. a. überein, daß ich keinen anderen Platz weiß als den neben ihnen. Andere Autoren freilich sind anderer Meinung, und speziell Reinke bringt die Pringsheimia zu den Ulvaceen. Ich vermag mich seiner Meinung nicht anzuschließen; der Mangel einer Haarbildung wird kaum entscheidend sein, ich stelle mir eben vor, daß so, wie die Endodermeen das haarlose Endglied einer Gruppe unter den Chaetophoraceen sind, ebenso die Pringsheimien den Abschluß einer Entwickelungsreihe in etwas anderer Richtung darstellen.

Damit dürfte das auf S. 222 aufgestellte Schema, das mit dem von Huber gegebenen annähernd übereinstimmt, einigermaßen motiviert sein.

Wie bei den Ulvaceen ist auch bei den Chaetophoraceen der Zellenbau dem von Ulothrix ungemein ähnlich. Wir finden wieder einen Zellkern und nicht selten (z. B. Chaetophora) ein Chromatophor von Band- resp. Plattenform, das stark an Ulothrix erinnert, doch ist dasselbe auch häufig eingeschnitten, gelappt, mit Fortsätzen in das Zellumen versehen usw. Das alles läßt sich aber auf die einfache Bandform zurückführen. *Zellenbau.*

Pyrenoide sind meist in Einzahl, gelegentlich auch in Mehrzahl vorhanden.

Bau und Entwickelung der Haare zeigen bei den Chaetophoraceen mancherlei Unterschiede. Mit Huber und Moebius kann man fünf Typen aufstellen, in welche sich auch die Glieder verwandter Familien, wie Aphanochaete und Coleochaete, leicht einreihen. *Haare.*

Wir berücksichtigen dieselben gleich an dieser Stelle mit.

1. Draparnaldia, Chaetophora, Stigeoclonium bilden Haare aus den Zweigenden. Die letzten Zellen derselben strecken sich einfach (Fig. 142, *3*), in ihnen verblassen die Chromatophoren, und der Inhalt nimmt scheinbar ab.

2. Bei Chaetonema, Aphanochaete repens A. Br., auch bei einigen Stigeoclonien sind die Haare einzellig. Die erstgenannte Gattung wandelt einfach die Spitzenzelle der Fäden zum langen Haar um, bei den anderen Formen treiben (Fig. 147, *4*) die kriechenden Fäden seitwärts Fortsätze, in welche ein Kern mit entsprechendem Plasma, aber ohne Chromatophor, einwandert. Ist das geschehen, so wird der Fortsatz durch eine Wand abgegliedert (Fig. 147 *5*).

3. Bolbocoleon, Acrochaete, Phaeophila, Entocladia entsenden auch seitlich farblose Fortsätze von erheblicher Länge, es tritt in dieselben Plasma, aber kein Kern und kein Chromatophor ein. Eine Abgliederung findet regulär kaum statt (Fig. 147, *6*). Nur wenn die Tragzelle zum Sporangium wird (Acrochaete), werden die Haare durch eine zarte Membranlamelle getrennt und abgestoßen. Bei Phaeophila kann durch Verdickung der Membran des Haares an dessen Basis sich ein Pfropf bilden, der, wie bei manchen Siphoneen, einen Abschluß herbeiführt (Fig. 147, *7*, *8*). Brechen diese Haare, was sehr häufig ist, ab, so wird der Stumpf von der Trag-

zelle aus durchwachsen und damit ein neues Haar gebildet. Die so entstehende Scheide entspricht aber nicht derjenigen von Coleochaete.

4. Coleochaete, Chaetosphaeridium, auch Acrochaete und einige andere Chaetophoreen, deren Benennung nicht ganz klar ist, besitzen die berühmten Scheidenhaare (Fig. 147, *3*). Dieselben stellen sich im erwachsenen Zustande dar als lange farblose Gebilde, welche an ihrer Basis von einem mäßig dicken Membranzylinder umschlossen sind. Sie entstehen zunächst als zapfenartige Vorstülpung der ganzen Zellwand (Fig. 147, *1*). Wenn aber der Zapfen sich stark verlängert, folgen die äußeren Lagen der Zellhaut dem

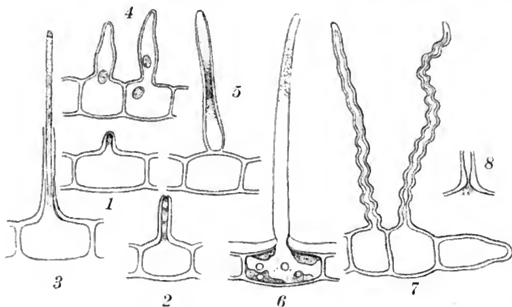


Fig. 147. Chaetophoraceenhaare n. HUBER. *1—3 Aphanochaete spec. 4, 5 Stigeoclonium polymorphum. 6 Entocladia viridis. 7, 8 Phaeophila.*

Wachstum nicht mehr, sie reißen am Scheitel auf (Fig. 147, *2*) und nur die innerste zarteste Schicht streckt sich weiter und bildet so fast allein das Haar, in welches übrigens, wie die Fig. 147, *3* ergibt, einiges Plasma, aber kein Kern einwandert. Die Haare brechen leicht ab und sind demnach, wie schon PRINGSHEIM für Coleochaete hervorhob, auf älteren Stufen offen.

5. Schleimhaare gibt HUBER für Chaetopeltis (inkl. Myxochaete, nach LAGERHEIM mündlich) an. Diese stellen ausschließlich schleimige Fortsätze der Zellwand dar, der Inhalt ist an ihrer Bildung nicht beteiligt. Einen Übergang von 4 zu 5 bildet vielleicht Chaetosphaeridium globosum (Nordst.) Kleb., bei welchem das Scheidenhaar fast kompakt erscheint, nur ganz zarte Körnchen, welche sich mit Jod färben, lassen das Lumen erraten.

Die Fortpflanzung der Chaetophoreen geschieht fast überall durch Makrozoosporen, welche in der Regel zu wenigen, oft nur in Einzahl in der Mutterzelle gebildet werden. Meist sind dieselben ziemlich groß und mit einem nicht selten gelappten Chromatophor am hinteren Ende versehen, welches meistens ein, oft auch mehrere Pyrenoide führt. Die Zahl der Cilien ist meistens vier, doch führen z. B. die Schwärmer von Acrochaete und Ulvella nur zwei.

Zoosporen.

Neben den überall verbreiteten Makrozoosporen finden sich zunächst bei Draparnaldia Mikrozoosporen, welche fast zu jeder Jahreszeit auftreten

können. Sie wurden schon von PRINGSHEIM unter dem Namen Dauerschwärmer erwähnt und neuerdings von KLEBS studiert. Sie führen vier Cilien, unterscheiden sich aber leicht von den Makrozoosporen durch die tiefe Lage des Augenfleckes und durch ganz andere Lichtempfindlichkeit. Die Mikrozoosporen können nach längerer Bewegung zur Ruhe kommen, indem sie sich mit Membran umgeben und event. mit Reservestoffen füllen. Dieselben Mikrozoosporen gerieren sich aber gelegentlich als Gameten, sie kopulieren nach Vorschrift miteinander und die Zygoten ruhen ebenso wie die ohne Kopulation zur Ruhe gekommenen Schwärmer. Die Zygoten sowohl als auch die „Parthenosporen“ können schon nach einer Ruhe von wenigen Wochen keimen und zwar direkt ohne Schwärmerbildung. Stigeoclonium bildet nach KLEBS ebenfalls Mikrozoosporen mit vier Cilien. Dieselben besitzen rasche Bewegung, kommen nach 24 bis 48 Stunden zur Ruhe und keimen nach verhältnismäßig kurzer Zeit (einige Tage oder Wochen). Die Keimung ist direkt, nicht selten wird die Dauerzelle in zwei bis vier durch Wände getrennte Teile zerlegt, deren jeder dann, wenn auch etwas ungleichmäßig, zum Faden auswachsen kann. *Gameten.*

CIENKOWSKI berichtet von „Mikrogonidien“, welche aus seinen Palmellastadien hervorgingen. Sie hatten zwei Cilien und keimten alsbald. REINHARDT aber behauptet, deren Kopulation gesehen zu haben. Namentlich letzteres ist indes nicht sicher, und so muß es dahingestellt bleiben, ob in dieser letzteren Form Gameten vorliegen. Würde der Beweis erbracht, dann hätten wir für Stigeoclonium genau dieselben Fortpflanzungsverhältnisse wie für Ulothrix.

Keine der übrigen Chaetophoreengattungen ist so genau wie die eben besprochenen untersucht; wie weit sie Mikrozoosporen führen, ist also unklar, dagegen kennt man bei Endoclonium, Chaetopeltis minor, Ulvella, Entocladia, Pringsheimia, Acrochaete (?), Phaeophila (?) mit zwei Wimpern versehene Gameten, welche — überall von genau gleicher Größe — miteinander kopulieren. Aus dem Verhalten bei der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung lassen sich demnach keine Unterschiede der Gruppen herleiten.

Für Stigeoclonium, Chaetophora und Draparnaldia beschrieb zuerst PRINGSHEIM, später andere Autoren (KIRCHNER, WILLE, GAY, KLEBS usw.) Dauerzellen, welche wohl am besten als Aplanosporen zu bezeichnen sind (Fig. 141, *4*). *Aplanosporen.* Sie entstehen meistens in Einzahl, gelegentlich aber auch zu zweien und vieren in der Mutterzelle, indem der plasmatische Inhalt sich von der Wand zurückzieht und sich mit einer neuen eigenen Membran umgibt. Später kann sich reichlich gelbes Öl ansammeln und dann pflegt ein Ruhestadium zu folgen, besonders wenn die Membran sich noch stark verdickt hat. Soweit Beobachtungen vorliegen (GAY für Stigeoclonium), keimen diese Zellen direkt nach längerer oder kürzerer Ruhe. Im letzteren Falle dürfte Aufhäufung von Reservestoffen nicht erfolgen. Diese Aplanosporen entstehen in den Ästen, welche sonst Schwärmer erzeugen; sie können deshalb (Fig. 141, *4*) ganze Ketten bilden, die erst später auseinander fallen. Aus diesem Umstande, sowie aus der Tatsache, daß PRINGSHEIM schwache Bewegungen vor der Bildung der Aplanosporen wahrnahm und KLEBS in den jungen Stadien derselben auch einen Augenfleck demonstrierte, geht ebenso, wie das für Ulothrix gezeigt wurde, hervor, daß hier Zoosporen vorliegen, die nicht zum Ausschlüpfen kamen. Wahrscheinlich haben wir es mit Mikrozoosporen zu tun, und KLEBS deutet, wie mir scheint, mit Recht an, daß zwischen den in den Mutterzellen gebildeten und den nach dem Freiwerden abgerundeten kein wesentlicher Unterschied besteht.

Bestätigt wird diese Auffassung durch CIENKOWSKI's Beobachtung, nach

welcher bei einer Stigeocloniumspezies der Zellinhalt nackt austrat, aber sich unmittelbar vor der Mutterzelle mit Membran umgab, um zur Ruhespore zu werden.

Palmellen u. Akineten.

Außer solchen ziemlich leicht zu deutenden Ruhesporen liefert aber Stigeoclonium noch mancherlei besondere Zellen. Zwar konnte KLEBS auf keine Weise die vielbesprochenen, von CIENKOWSKI beschriebenen Palmellen erhalten, er glaubt aber trotzdem, daß die Angaben richtig sind, da wohl beide Autoren mit verschiedenen Arten arbeiteten.

Besonders die aufrechten Fäden von Stigeoclonium bilden durch wiederholte Längs- und Querteilungen ein Stadium, welches dem Schizomerisstadium von Ulothrix außerordentlich ähnlich ist. Die gebildeten Zellen zerfallen schließlich ohne wesentliche Gallertbildung; was aus ihnen wird, ist nicht genügend bekannt. Wenn man aber CIENKOWSKIS Bilder ansieht, wird man, unter Vergleich mit denjenigen von Ulothrix, zu dem Resultate kommen, daß auch hier Hemmungsbildungen von Mikrozoosporen vorliegen. KLEBS zeigte, daß die normalen Mikrozoosporen von Stigeoclonium aus einer Mutterzelle zu vieren durch sukzessive Zweiteilung gebildet werden, und daß bei diesem Prozeß immer feste, wenn auch zarte Teilungswände entstehen, sodaß eigentlich jede Mikrozoospore aus einer besonderen Zelle ausschlüpft. Mir scheint nur ein kurzer Schritt von hier zu den „Schizomeris“-Bildungen des Stigeoclonium zu sein, denn nach allem, was mir bekannt geworden, dürften auch bei diesen die Teilungen nicht ins Endlose gehen. Übrigens hat auch GAY die Anfangsstadien der CIENKOWSKIschen „Schizomeris“ beobachtet.

GAY fand weiter an Stigeoclonium variabile Akineten, entstanden durch gewöhnliche Verdickung der Membran, wie bei Conferva und Ulothrix; diese lieferten bei Zusatz von frischem Wasser Makrozoosporen.

Stig. setigerum produzierte in der Kultur, besonders an den Fadenenden, runde Zellen, welche durch Verschleimung der Membranen entstehen; es können sich sogar protococcoide Haufen bilden, aber nennenswerte Teilungen sah GAY nicht. Diese mit Reservestoffen nicht gefüllten Zellen keimten durch direktes Auswachsen; sie näherten sich offenbar den von CIENKOWSKI beschriebenen „Palmellastadien“, vielleicht auch den von FAMINTZIN beobachteten.

Der erstgenannte Autor fand, daß Stigeoclonium stellare Ktz. (?), wenn es unter etwas ungünstigen Bedingungen wächst, in ein Palmellastadium übergeht. Er hebt ausdrücklich hervor, daß es in erster Linie die Sohle ist, welche betroffen zu werden pflegt, während die großen aufrechten Äste, er nennt sie „Wasserstämme“, meistens davon verschont bleiben. Der Prozeß verläuft in der für Ulothrix geschilderten Weise. Die Längs- und Querwände verquellen, die Zellen runden sich ab und füllen sich erheblich mit Stärke (Fig. 142, *5*, *6*). Später stellen sich Vierteilungen ein und durch diese wird die Zahl der Zellen noch vermehrt. Auch diese jüngeren Elemente werden durch Gallertbildung voneinander getrennt. Ob die Vierteilung sich mehrfach wiederholt, übersehe ich nicht ganz.

Die so gebildeten kugelförmigen Zellen finden sich besonders am Rande der Kulturflüssigkeit; werden sie in frisches Wasser gebracht, so bilden sie nach CIENKOWSKI „Mikrogonidien“ mit zwei Cilien (Mikrozoosporen? oder Gameten?) (Fig. 142, *7*), welche zu neuen Fäden auswachsen. Unter Umständen, die nicht genauer präzisiert sind, kann aber „eine direkte Schlauchkeimung“ erfolgen, nachdem eine (Vier-?) Teilung voraufgegangen war; das bedeutet wohl nur eine Hemmung der beweglichen Mikrozoosporen.

BERTHOLD macht noch darauf aufmerksam, daß Chaetophora pisiformis u. a. in Kulturen wenigzellige Keimlinge bilden, welche sofort wieder Schwärmer

erzeugen. Das wiederholte sich in mehreren Generationen, und Chaetopeltis gar produzierte aus einzelligen Keimlingen sofort wieder Schwärmer. Das ist offenbar ein Nanismus, bedingt durch ungünstige Lebensbedingungen.

Daß auch andere Spezies und Gattungen abnorme Stadien zeitigen können, zeigt Chaetonema. Hier sah HUBER die Fäden ebenfalls zerfallen, die kugeligen Zellen zeigten Knospungen, und aus diesen können dann wohl Schwärmer hervorgehen.

Die Beurteilung der verschiedenen Fortpflanzungsmodi kann von derjenigen kaum abweichen, welche wir bei Ulothrix vertreten haben. Es handelt sich, wie auch GAY betont, um Hemmungsbildungen unter ungünstigen Bedingungen, zum Teil an vegetativen Zellen (Akineten), zum Teil an solchen, welche die Schwärmerbildung vorbereiteten.

Literatur.

BERTHOLD, G., Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova acta Leopold. 1878. **40.** p. 190.
CIENKOWSKI, L., Zur Morphologie der Ulotrichaceen. Bull. de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg 1876. **21.** p. 529.
—— Über Palmellenzustand bei Stigeoclonium. Bot. Ztg. 1876. **34.** p. 17.
FAMINTZIN, A., Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwickelung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Bull. de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg 1872. **17.** p. 31.
FRANKE, M., Endoclonium polymorphum. Cohn's Beitr. z. Biol d. Pfl. 1883. **3.** p. 365.
FRITSCH, F. E., Observations on the young plants of Stigeoclonium Kütz. Beih. bot. Zentralbl. **13.** p. 368–387.
GAY, Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
HUBER, J., Contributions à la conn. des Chaetophorées épiphytes et endophytes. Ann. sc. nat. bot. 1892. 7e sér. **16.** p. 264.
—— Sur un état particulier du Chaetonema irregulare Now. Bull. herb. Boiss. 1894. **2.** p. 163 u. 164.
—— Observations sur la valeur morphologique et histologique des poils et des soies dans les Chaetophorées. Journ. de bot. 1892. **6.** p. 321.
KIRCHNER, Über die Entwickelungsgeschichte einiger Chaetophoreen. Tagebl. d. 54. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Salzbg.
KLEBAHN, H., Zur Kritik einiger Algengattungen. Pringsh. Jahrb. 1893. **25.** p. 278.
—— Chaetosphaeridium Pringsheimii usw. Pringsh. Jahrb. 1892. **24.** p. 115.
KLEBS, Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. 1896.
MOEBIUS, M., Morphologie der haarartigen Organe bei den Algen. Biolog. Zentralbl. 1892. **12.** p. 71.
—— Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Chaetopeltis Berth. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 242.
NÄGELI, C., Bildung der Schwärmsporen bei Stigeoclonium insigne. Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Nägeli u. Cramer. Heft 1. p. 36.
OLTMANNS, FR., Einige parasitische Meeresalgen. Bot. Ztg. 1894. **52,** 1. p. 207.
PRINGSHEIM, N., Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes und über einige ihnen verwandte Bildungen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1857. Ges. Abh. **1.**
—— Beitr. zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1861. Ges. Abh. **1.**
REINKE, J., Zwei parasitische Algen. Bot. Ztg. 1879. **37.** p. 273.
—— Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.
ROSENVINGE, K., Deuxième Mém. sur les algues marines du Groenland. Meddelelser om Grønland 1898. **20.**
SNOW, J. W., Ulvella americana. Bot. Gaz. 1899. **27.** p. 309.
SZYMANSKI, Über einige parasitische Algen. Diss. Breslau 1878.
TILDEN, J. E., A contribution to the life history of Pilinia diluta Wood and Stigeoclonium flagelliferum Kg. Minnesota bot. studies 1896. Pt. 9. Nr. 37.
WILLE, N., Über eine neue endophyt. Alge. Algol. Mitt. in Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 435.

Zweifelhafte Chaetophoraceen.

Ctenocladus, Sporocladus u. a.

Borzì's Ctenocladus und Leptosira, Weber van Bosse's Trichophilus und Trentepohlia spongophila, dazu wohl noch ein paar andere Formen (Microthamnium Nägeli) sind ungenügend untersuchte Algen, die demgemäß mit Sicherheit nicht unterzubringen sind. Was man aber von ihnen kennt, deutet auf ziemlich nahe Beziehungen zu den Chaetophoreen hin (vgl. Chodat u. a.). Es handelt sich um kleine, oft ziemlich reich verzweigte Gebilde, deren einzelne monosiphone Sproßsysteme einem Zweig einer Chaetophora recht ähnlich sehen, doch wurde Haarbildung an ihnen nie beobachtet. Der Zellenbau stimmt ebenfalls mit dem der obengenannten Gruppe überein, und auch die Fortpflanzung gestaltet sich, soweit sie überhaupt bekannt ist, nicht wesentlich anders. Fast jede Zelle der Zweigsysteme kann, wie bei vielen Chaetophoraceen, zur Schwärmerbildung schreiten, ob die beobachteten Schwärmer aber Gameten oder Zoosporen sind, ist nicht überall sichergestellt. Für Ctenocladus gibt Borzì die Kopulation zweiwimperiger Gameten an und behauptet ferner das Vorhandensein von Akineten und Palmellen, doch konnten seine Angaben bislang nicht nachgeprüft werden.

Beziehungen unserer Algen zu Trentepohlia (Chroolepus), wie Weber van Bosse und auch Wille andeuten, scheinen mir nicht vorhanden zu sein; es ist weder Hämatochrom noch die charakteristische Sporangienform (s. unten) nachgewiesen. Deshalb muß wohl die Trentepohlia spongophila einen anderen Namen erhalten.

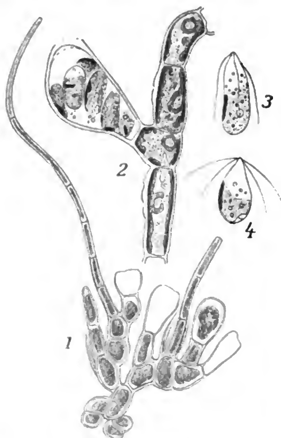


Fig. 148. *1 Pilinia maritima* n. Rosenvinge. *2—4 Sporocladus fragilis* n. Kuckuck. Sporangium und Zoosporen.

Unter den Chaetophoraceen erwähnten wir Gattungen (z. B. Acrochaete, Fig. 143), deren Sporangien endständig auf Seitentrieben sitzen. Ganz ähnlich verhält sich Pilinia, das ist aus Fig. 148, *1* ohne weiteres ersichtlich, höchstens braucht hinzugefügt zu werden, daß die Tragzellen der Sporangien in diese nach der Entleerung einwachsen und von neuem Schwärmer bilden. Pilinia wird meistens und mit Recht (z. B. von Rosenvinge) als Chaetophoree aufgeführt; sie scheint mir aber hinüberzuleiten zu Acroblaste Reinsch und Sporocladus Kuckuck (Fig. 148, *2*), denen sich event. noch ein paar Gattungen anschließen. Auch hier liegen stark verzweigte Fäden vor, welche die Sporangien terminal auf kürzeren oder längeren Ästen tragen. Die Schwärmer gleichen denen von Chaetophoreen fast auf ein Haar, die Chromatophoren erinnern bei Sporocladus an die von Draparnaldia usw. Haare freilich fehlen. Trotzdem trage ich mit anderen Autoren kein Bedenken, diese Gattungen den Chaetophoreen anzugliedern, solange bis ein genaueres Studium uns eingehender belehrt.

In diesen Verwandtschaftskreis muß man auch wohl die Gattungen Gongrosira und Chlorotylium rechnen, welche von WILLE, SCHMIDLE, SCHAARSCHMIDT und besonders von CHODAT studiert sind. Sie leben in Muschelschalen usw. und haben auf Grund dessen offenbar mancherlei Umbildungen erfahren. Wir behandeln sie deshalb ausführlicher in einem späteren Abschnitt.

Pleurococcus.

Nachdem wir oben (S. 171) einige Formen, die früher den Namen Pleurococcus führten, wegen ihres Glockenchromatophors und ihrer Sporen-(Aplanosporen-)bildung den Chlorellen eingereiht, bleiben in der Gattung Pleurococcus heute nur wenige Arten.

Sie alle stellen (Fig. 149) nach ARTARI, GAY, CHODAT u. a. rundliche isolierte oder auch zusammenhängende und dann gegeneinander abgeflachte Zellen mit mäßig dicker Wandung dar. Diese führen einen Zellkern und ein Plattenchromatophor, das an die gleichnamigen Organe bei Hormidium, Ulva usw. erinnert, also nur einen Teil der Zelle einnimmt. Die einzelnen Arten verhalten sich insofern verschieden, als zum mindesten eine kein Pyrenoid besitzt, während andere ein solches führen. Die pyrenoidfreie Art nennt CHODAT Pleurococcus Naegelii (er identifiziert sie mit Pl. vulgaris Naegeli); eine der pyrenoidführenden Arten ist nach dem gleichen Autor Pl. vulgaris Meneghini. Das stimmt nicht ganz mit den Bezeichnungen bei GAY, ARTARI u. a. überein, doch ist hier nicht der Ort, Spezies auseinander zu klauben. Es scheint, als ob eine Anzahl wohl unterscheidbarer Formen gegeben sind, über welche freilich erst erneute Kultur genügende Auskunft geben kann.

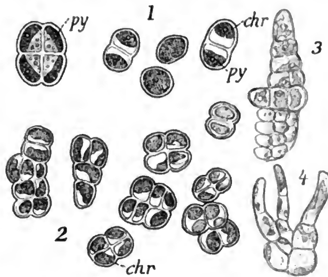


Fig. 149 n. ARTARI, CHODAT u. GAY. *1 Pleurococcus simplex* Art. (*Pl. vulgaris* Menegh.?). *2 Pleurococcus Naegelii* Chod. *3 Pl. vulgaris* Menegh. *4 Pl. Naegelii* Chod., fadenbildend. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid.

Die Zellen vermehren sich, zum Unterschied von Chlorella, durch einfache Zweiteilung, wie höhere Algen auch. Die jungen Zellwände setzen also an die alten an. Folgen mehrere Teilungen aufeinander, so pflegen die Teilungsrichtungen aufeinander senkrecht zu stehen (Fig. 149).

Je nachdem die Abrundung der Tochterzellen gegeneinander früher oder später erfolgt, resultieren entweder sehr bald kugelige Einzelzellen oder aber wenigzellige Verbände von der in Fig. 149 angegebenen Form. Erstere wie letztere pflegen dann in lockeren Haufen massenhaft beisammen zu liegen.

ARTARI und GAY fanden in ihren Kulturen nur die eben erwähnten Formen; sie betrachten danach den Pleurococcus als einzellige Alge, die sich nur durch Teilung vermehrt. Allein CHODAT zeigte, daß Pleurococcus zu kurzen Fädchen auswachsen kann (Fig. 149, *4*), die auch zu schwacher Verzweigung befähigt sind. SENN bestätigte diese Beobachtung. Solche Stadien dürften den Gebilden

sehr ähnlich sein, welche SNOW als Pseudopleurococcus bezeichnete; CHODAT zieht sie wohl mit Recht zu Pleurococcus.

CHODAT findet nun weiter, daß aus fast jeder Pleurococcuszelle Zoosporen oder auch Aplanosporen von der üblichen Form hervorgehen können. Letztere entwickeln sich offenbar recht leicht durch geringe Hemmungen bei der Schwärmerbildung. Außerdem erwähnt CHODAT Isogameten, ebenfalls in bekannter Weise gestaltet und funktionierend. Alle diese Fortpflanzungsorgane sind von anderen Autoren bislang in der Kultur nicht hervorgerufen worden; trotzdem dürfte kaum ein Grund vorliegen, die Angaben zu bezweifeln; kennen wir doch sonst keine Chlorophycee (in unserem Sinne), die nicht wenigstens Aplanosporen bildete.

Etwas skeptischer stehe ich CHODAT's Behauptung gegenüber, daß Pleurococcus unter gewissen Bedingungen ein sog. Hormotilastadium bilden könne. Durch einseitige Gallertbildungen sollen die Einzelzellen auf Gallertstielen emporgehoben werden, etwa so, wie das für Prasinocladus auf S. 137 Fig. 86 geschildert wurde. Das bedarf der Nachprüfung, wie auch die Angabe über die Bildung von Stachelkugeln (Trochisciastadien), die event. als Akineten zu deuten wären, nach WILLE aber zu den Chlamydomonaden gehören.

Verzweigung und Zellenbau des Pleurococcus erinnern, darauf wies CHODAT zuerst hin, ganz erheblich an die Chaetophoreen, und die Entwickelung der Zoosporen, Aplanosporen usw. weicht auch von den gleichnamigen Vorgängen in jener Gruppe nicht ab. Man kann danach mit CHODAT die Pleurococcen am besten als reduzierte Chaetophoreen auffassen. Jene Reduktion aber erfolgte auf Grund der Lebensweise. Wir finden die Algen an Mauern, Steinen, Zäunen, Bäumen usw. Sie verträgt ohne weiteres das Austrocknen auf ziemlich lange Zeit und damit die Sistierung des Wachstums; nach Benetzung durch Regen usw. wächst sie weiter. Darin gleicht sie den Hormidien, und wie bei diesen die Zellteilung und die alsbald folgende Trennung der Schwesterzellen in der Fortpflanzung die Oberhand gewannen, so geschah es auch bei Pleurococcus. Fadenbildung und Verzweigung sind ebenso selten geworden wie die Vermehrung durch Schwärmer.

Natürlich taucht jetzt die Frage auf, ob denn Pleurococcus überhaupt eine selbständige Gattung ist, oder ob er nicht in den Formenkreis eines Stigeoclonium oder irgend einer ähnlichen Alge hineingehört. Erwiesen ist das letztere bislang durch saubere Kulturen nicht, und man wird auch wohl solchen Beweis in Ruhe abwarten können.

Gloeocystis.

Unter dem Namen Gloeocystis sind seit alter Zeit viele Formen gegangen, welchen keinerlei Selbständigkeit zukommt, so u. a. unbewegliche Zustände von Chlamydomonaden, Palmellastadien von Ulothrix, Stigeoclonium usw., und man wäre vielleicht geneigt, das Genus einfach aufzuheben. Allein ARTARI beschreibt eine Gloeocystis Naegeliana, welche sich in seinen Kulturen konstant erwies. Die Zellen als solche stimmen im inneren Bau mit Pleurococcus überein, das Chromatophor mit Pyrenoid kehrt wieder. Auch die Teilungen sind die gleichen, wenn ich ARTARI richtig verstanden habe; nur quellen hier nach der Teilung, welche nach allen drei Richtungen des Raumes erfolgen kann, die Membranen gallertig auf, und da sich das jedesmal wiederholt, kommen Einschachtelungen zustande, wie sie Fig. 150, *1* zeigt. Übrigens bleibt das Zellplasma jedesmal von einer relativ festen, aber sehr dünnen Membranschicht umhüllt, welche nicht verquollen ist. Nach ARTARI kann aber bei Kultur in Nährlösungen die Einschachtelung der Zellen in die Gallertmembran ganz unterbleiben, es bildet

sich nur ein Haufen von Zellen, der von einer völlig gleichartigen, nicht geschichteten Gallerte umgeben ist, die zudem sehr wenig hervortritt (Fig. 150, 2).

Gay schildert noch eine ebenfalls konstante Gloeocystis areolata, welche sich mit den Teilungen und Gallerthöfen verhält wie vorige Art. Jedoch besitzen die Zellen mehrere scheibenförmige Chromatophoren ohne Pyrenoide. Dazu gehen die Zellen bei langsamem Eintrocknen in Dauerzellen über.

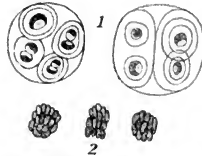


Fig. 150. *Gloeocystis Naegeliana* Art. n. Artari. *1* Zellen mit, *2* Zellen ohne Gallerthüllen.

Ob diese Spezies mit der vorigen in eine Gattung vereinigt werden darf, ist mir noch zweifelhaft. Die skizzierten Differenzen scheinen mir relativ groß zu sein.

Man sieht, die Dinge sind noch sehr zweifelhaft, und durchaus unsicher ist vorläufig, ob tatsächliche Beziehungen zu Pleurococcus vorhanden sind. Ich erwähne die vielbesprochene Gattung (vgl. auch Cienkowski) hier, um ihr nicht einen noch schlechteren Platz geben zu müssen. Sie mit Sphaerocystis (S. 165, 168) in Verbindung zu bringen, wie das Chodat tut, hindert mich der Zellenbau. Nicht ganz unmöglich sind Beziehungen zu Chlamydomonas.

Literatur.

Artari, Al., Untersuchungen über Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.

Borzi, Studi algologici, I. Messina 1883.

Chodat, R., Matériaux pour servir a l'histoire des Protococcoidées. Bull. herb. Boiss. 1894. **2.** p. 585.

—— Sur les algues perforantes d'eau douce. Das. 1898. **6.** p. 434.

—— Pleurococcus et Pseudopleurococcus. 1899. Das. **7.** p. 827—829.

—— Algues vertes de la Suisse 1902.

Cienkowski, Chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Zeitg. 1865. **23.**

Gay, F., Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.

Kuckuck, P., Bemerkungen zur marinen Algenflora von Helgoland II. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **2.** p. 317.

Nägeli, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.

Reinsch, Ein neues Genus der Chroolepideen. Bot. Zeitg. 1879. **37.** p. 361.

Rosenvinge, K. L., Grønlands Havalger I. S.-A. aus Meddelelser om Grønland. 1893. **3.** p. 933. (Pilinia.)

Schaarschmidt, J., Beiträge zur Entwickelung der Gongrosiren. Ungar. Jahresber. **11.** p. 85.

Schmidle, W., Gongrosira trentepohliopsis. Österr. bot. Zeitschr. 1897. **47.** p. 41.

Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Zeitg. 1899. **57.** p. 39.

Snow, J. W., Pseudopleurococcus n. g. Ann. of Bot. 1899. **13.** p. 189.

Weber v. Bosse, A., Etudes sur des algues de l'archipel Malaisien. I. Trentepohlia spongophila n. sp. et Struvea delicatula Kütz. Ann. Buit. 1890. **8.** p. 79.

—— Etude sur les algues parasites des Paresseux. (Trichophilus.) Naturk. Verh. v. de Holland. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem 1887.

Wille, N., Algologische Mitteilungen. VIII. Über die Gattung Gongrosira Kütz. Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 484.

—— Om slagten Gongrosira Kütz. K. Vidensk. Akad. Öfvers. 1883.

—— In Engler-Prantl. I, 2.

7. Aphanochaetaceae.

Nachdem Huber die sexuelle Fortpflanzung von Al. Braun's Aphanochaete repens klargestellt hat, erscheint es zweckmäßig, die Gattung, für welche Fritsch drei Spezies beschreibt, von den Chaetophoreen zu trennen, mit welchen sie früher vereinigt wurde. Ihr Wachstumsmodus und ihr Zellenbau freilich stimmt mit dem vieler Chaetophoreen ebenso überein wie ihr Vorkommen (im süßen Wasser) auf Cladophora, Oedogonium, Mougeotia usw. (Fig. 151, *1*). Die Haare sind einzellige Ausstülpungen der grünen Zellen (Fig. 151, *1*).

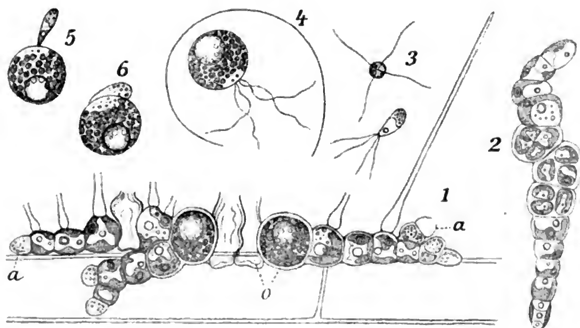


Fig. 151. *Aphanochaete repens* n. Huber. *1* Pflänzchen mit Sexualorganen auf einem Algenfaden. *2* Einzelfaden mit Zoosporen. *3* Spermatozoiden. *4* Ei nach dem Ausschlüpfen aus dem Oogon. *5*, *6* Befruchtung des Eies. *a* Antheridium. *o* Oogonium.

Die Zoosporen gleichen denen der Chaetophoraceen. Ihre Bildung beginnt meistens in der Mitte der einzelnen Kriechfäden (Fig. 151, *2*), greift dann aber gewöhnlich auf alle vegetativen Zellen über, ja bei Lichtverminderung (die auch hier die Zoosporenbildung stark fördert), können sogar ziemlich weit entwickelte Sexualzellen zu Zoosporangien gestempelt werden.

Nährlösungen hemmen nach Huber den Austritt der Schwärmer, dann umgeben sich diese in der Mutterzelle mit Membran und beginnen Teilungen. Knospungen, ähnlich denen bei Chaetonema, sind auch für Aphanochaete bekannt.

Als Sexualorgane treten auf Antheridien und Oogonien. Erstere werden in der Regel an den letzten Auszweigungen der Kriechfäden gebildet, sie stellen ziemlich helle Zellen dar (Fig. 151, *1a*). Die Spermatozoiden werden aus ihnen in Ein- oder Zweizahl entleert. Sie sind hell gefärbt, haben im übrigen den normalen Bau der Schwärmer und besitzen auch vier Cilien. Das

Chromatophor ist noch deutlich sichtbar (Fig. 151, *3*). Die Oogonien (Fig. 151, *1*) entstehen meistens in den zentral gelegenen Teilen des Thallus; sie sind leicht an den Stärkemassen erkennbar, die sie enthalten, sowie an dem großen zentralen (Fig. 151, *4*) Öltropfen. Aus jedem Oogon schlüpft nur ein großer weiblicher Schwärmer, zunächst von der üblichen Blase umgeben, aus; er führt alle wesentlichen Bestandteile des Oogon mit sich, also auch das Öl und die Stärke; letztere sitzt, das erkennt man jetzt, dem Chromatophor auf. Das Vorderende des weiblichen Gameten ist farblos und feinkörnig, es führt vier Cilien, die das Ganze, freilich nur für kurze Zeit, in eine mäßige Bewegung versetzen. Dann tritt Ruhe ein, die Geißeln schwinden und auf das so formierte Ei bewegen sich die Spermatozoiden hin; sie vollziehen die Befruchtung (Fig. 151, *5*, *6*), indem ein männlicher Schwärmer am hellen Vorderende in das Ei eindringt. Die Zygote umgibt sich dann mit Membran, das Öl wird gelb, die Chromatophoren verblassen. Wie diese Hypnozygoten keimen, ist nicht bekannt.

Dagegen sah HUBER Schwärmer keimen, welche den weiblichen Gameten durchaus ähnlich waren. Sie bildeten wenigzellige Pflänzchen, welche auch Sexualorgane erzeugten. Ich möchte glauben, daß man es hier mit parthenogenetisch keimenden Eiern zu tun hat. HUBER redet von „großen Zoosporen", was schließlich wohl auf dasselbe hinauskommt.

HUBER legt großen Wert auf das Vorhandensein von vier Cilien an den Sexualzellen; er glaubt, man dürfe dieselben nicht von den Isogameten der Ulothrichaceen herleiten, sondern in diesem Falle sei „l'hétérogamie le phénomène primitif de la sexualité". Da aber KLEBS auch bei Draparnaldia vierwimperige Gameten nachwies, scheint mir der Fall hier nichts in der von HUBER gewünschten Richtung zu beweisen.

Literatur.

BRAUN, AL., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849.

FRITSCH, F. E., Observations on species of Aphanochaete. Ann. of Bot. 1902. **16.** p. 403.

HUBER. Sur l'Aphanochaete R. Br. et sa reproduction sexuée. Bull. soc. bot. de France 1894. **41.** p. 94.

8. Coleochaetaceae.

In Übereinstimmung mit CHODAT glaube ich, daß die in der Überschrift genannte Familie den Endpunkt der Chaetophora-Aphanochaetenreihe bildet. Sie ist nur durch die Gattung Coleochaete selbst vertreten, und diese ist im süßen Wasser wohl über die ganze Welt verbreitet. Unsere Algen leben auf totem Substrat wie auch auf lebenden Stengeln, Blättern usw. der verschiedensten Wasserpflanzen epiphytisch, ja C. Nitellarum Jost vegetiert in der Membran von Nitellen fast wie eine Entocladia.

Dieser Lebensweise entsprechend haben die verschiedenen Arten der Gattung, die grundlegend durch PRINGSHEIM, dann durch CHODAT, JOST, OLTMANNS studiert wurde, eine Ausgestaltung erfahren, die mit der Differenzierung der Gattungen unter den Chaetophoraceen völlig konform geht.

Vegetationsorgane. Der Chaetophora (pisiformis u. a.) entspricht Col. pulvinata. Die Art besitzt eine ziemlich große Sohle, von welcher sich zahlreiche verzweigte Fäden radiär erheben. Durch Gallerte werden diese zu einem regelmäßigen Polster vereinigt. An kleine Stigeoclonien mag Col. divergens erinnern (Fig. 152, *1*), deren unregelmäßig verzweigte Kriechfäden auch unregelmäßig aufrechte Äste tragen. Gegen solche Arten erscheinen andere verarmt, weil die vom Substrat abstehenden Fäden reduziert oder völlig

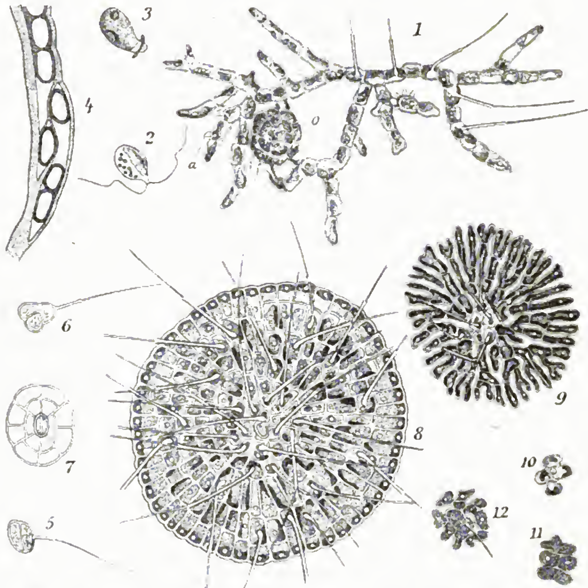


Fig. 152. *Coleochaete* n. PRINGSHEIM u. JOST. *1 C. divergens*; *a* Antheridien, *o* Oogonien. 2 Zoospore von *C. Nitellarum* Jost. *3* Eindringen derselben in die Nitellawand. *4* Querschnitt der Membran von *Nitella* mit *Coleochaete*-Fäden. *5—8* Entwickelung der *C. scutata*. *5, 6* Keimlinge von der Seite, *7, 8* von oben gesehen. *9—12* dass. von *C. soluta*.

geschwunden sind. Die allein übrigbleibende Sohle ist bei Col. irregularis und Col. Nitellarum in unregelmäßig verzweigte Fäden aufgelöst, etwa wie bei Aphanochaete, Endoderma u. a.; bei Col. soluta, scutata usw. aber wird sie wie bei Pringsheimia (S. 230, Fig. 146) zu einer mehr oder weniger festen Scheibe (Fig. 152, *8*, *9*). Eine solche besteht bei Col. soluta noch deutlich aus radiär laufenden Fäden, welche sich an ihrer Spitze pseudodichotom verzweigen (Fig. 152, *9*), bei Col. scutata aber ist

die Lagerung der Zellen eine so dichte (Fig. 152, 8), daß scheinbar ein Parenchym entsteht, welches durch abwechselnd radiale und tangentiale Teilungen in den Randzellen wächst. Doch die radiären Zellreihen, welche so entstehen, muß man auch auffassen als Fäden mit Spitzenwachstum und dichotomer oder pseudodichotomer Verzweigung.

Die Entwickelung der Sohlen und Scheiben ist nicht überall gleich. Col. Nitellarum weist die Keimung der endophytischen Chaetophoreen auf. Die noch zu beschreibenden Schwärmer setzen sich fest und treiben einen Schlauch, welcher die Nitellamembran an beliebiger Stelle spaltet (Fig. 152, *3*). Die entstehenden Fäden wuchern dann in der Nitellawandung, indem sie Lamellen (Fig. 152, *4*) von derselben abheben. Die Zoosporen der Col. divergens (Fig. 152, *1*) u. a. liefern direkt verzweigte Fäden, manche Arten aber bilden erst ein zwei- bis dreizelliges Zentrum, von welchem dann die Weiterentwickelung ausgeht. Bei Col. pulvinata und soluta z. B. zerfällt der festgelegte Schwärmer durch eine Vertikalwand in zwei Zellen, welche nun ihrerseits (Fig. 152, *10*) meist zwei Fortsätze treiben. Diese wachsen rechts und links (Fig. 152, *11*, *12*) um die beiden primären Zellen herum und bilden, indem sie sich mit den Spitzen berühren, einen Ring (Fig. 152, *12*). Letzterer ist inzwischen mehrzellig geworden und entsendet seinerseits die in radiärer Richtung auswachsenden Fäden der Sohle. Noch weiter haben sich die Dinge bei C. scutata entwickelt. Dort teilt sich der Schwärmer nach der Festheftung horizontal in zwei übereinander liegende Zellen. Die obere bildet nur ein Haar (Fig. 152, *5*, *6*), die untere verbreitert sich zu einem Scheibchen, welches in meist vier Zellen zerlegt wird (Fig. 152, *6*). Diese beginnen bald ein Randwachstum und erzeugen damit den kreisförmigen Thallus (Fig. 152, *7*). Schon für Chaetophora-Arten wurde oben gezeigt, daß der Keimling aus zwei übereinander liegenden Zellen besteht, von welchen die untere zur Sohle wird.

Die Zellen der Coleochaeten sind ebenso gebaut wie die der Chaetophoreen; sie enthalten einen annähernd zentral gelegenen Zellkern und (Fig. 153) ein wandständiges Plattenchromatophor mit einem scharf sichtbaren Pyrenoid.

Fast jede Zelle (mit Ausnahme der von C. Nitellarum) trägt eins der Scheidenhaare (Fig. 152), denen die Pflanze ihren Namen verdankt. Wir beschrieben schon oben (S. 232) deren Entstehung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Zoosporen, *Fortpflanzung.* welche in Einzahl in der Zelle gebildet werden. Eine birnförmige Gestalt und zwei Wimpern zeichnen dieselben aus (Fig. 152, *2*). Ein Augenfleck fehlt, das Chromatophor liegt nicht wie gewöhnlich am Hinterende, sondern seitlich und ziemlich stark nach vorn geschoben. Im Plasma finden sich öłähnliche Tröpfchen, deren Natur indes nicht sicher festgestellt werden konnte.

Die Zoosporen können bei den meisten Arten aus allen vegetativen Zellen hervorgehen, nur bei Coleochaete pulvinata sind die Endzellen der Äste zum mindesten die bevorzugten, wenn nicht die ausschließlichen Bildungsstätten. Eine bestimmte Entstehungsfolge wird wohl meistens nicht eingehalten, doch beginnt bei Scheibenformen die Schwärmerbildung (besonders bei C. orbicularis) oft im Zentrum.

Der Beginn der Zoosporenbildung macht sich in den Mutterzellen, die übrigens in ihrer Form nicht von anderen Zellen des Thallus abweichen, besonders dadurch bemerklich (vgl. Fig. 153, *1*), daß das Chromatophor auffällig an die Seiten- resp. Längswand rückt. Die Entleerung geschieht durch eine kurze, vorgewölbte Papille.

Die im Frühling aus den ruhenden Oosporen (s. unten) gebildeten Pflanzen entwickeln im Laufe des Sommers Zoosporen, und aus solchen gehen wiederum neue Pflanzen hervor. Gegen den Hochsommer oder den Herbst hin erlischt aber an allen Exemplaren, das konnte ich bei C. pulvinata leicht verfolgen, die Schwärmerbildung, und an den gleichen Individuen beginnt die Produktion von Sexualorganen. Die Zeit, in der diese funktionieren und reifen, ist natürlich je nach der Lokalität etwas verschieden, in Bergseen fand ich sie noch im Oktober bis November, in Gewässern der Ebene erscheinen sie zeitiger, oft schon im Juli bis August.

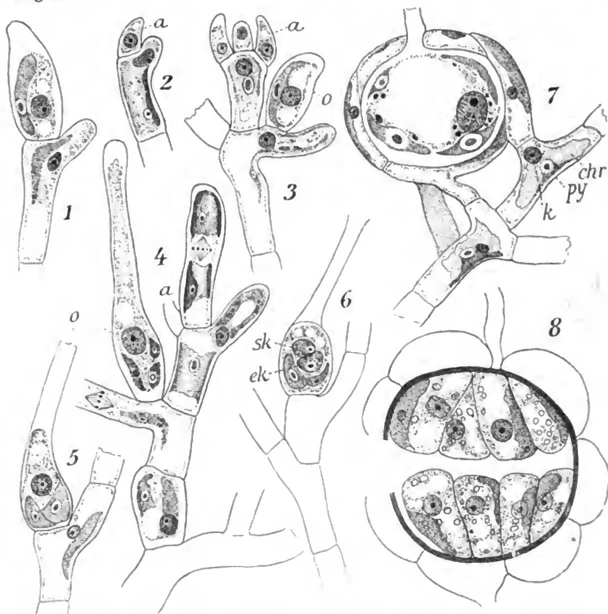


Fig. 153. *Coleochaete pulvinata* n. OLTMANNS. *1* Junges Zoosporangium (?). *2, 3* Antheridienstände und junges Oogon. *4* Oogonium kurz vor der Öffnung. *5* dass. nach der Öffnung. *6* Zygote, noch zweikernig. *7* Zygote, durch Umwachsung zur „Frucht" entwickelt. *8* Keimende Hypnozygote. *a* Antheridium. *o* Oogonium. *sk* Spermakern. *ek* Eikern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid. *k* Kern.

Die Antheridien der Col. pulvinata bilden einen farblosen Komplex am Ende grüner Äste (Fig. 153, *3*). Das erste Organ dieser Art entsteht dadurch, daß von der Spitze einer Zweig-Endzelle ein farbloses Stück

durch eine Querwand abgegliedert wird (Fig. 153, *2*). Unter diesem sproßt dann ein kurzer Fortsatz hervor, welcher ebenfalls abgegliedert wird. Das wiederholt sich mehrfach, und so entsteht ein System verkürzter Sprosse, welches wir Antheridienstand nennen müssen; jede farblose Einzelzelle ist für uns ein Antheridium.

In die Antheridialzelle gelangt, wie leicht ersichtlich, bei ihrer Entstehung zwar ein Kern, aber kein Chromatophor, demnach sind hier die Spermatozoiden, welche stets in Einzahl durch Aufreißen des Scheitels aus der Mutterzelle frei werden, völlig farblos. Sie besitzen zwei Wimpern und, abgesehen vom Chromatophor, den normalen Bau der Algenschwärmer.

Die meisten Coleochaete-Arten haben gleich gestellte und gleich gefärbte Antheridien wie C. pulvinata. Das gilt auch trotz mancher kleiner Abweichungen für die einfacheren Spezies; nur Col. scutata verhält sich (soweit bekannt als einzige) anders. Diese Spezies hat nämlich grüne Spermatozoiden, und solche entstehen, soviel man heute sieht, aus beliebigen, nicht vorher bestimmten Zellen der Scheibe, einfach durch wiederholte Teilung derselben. Wir kommen auf diese Tatsache im Kapitel „Spermatozoiden“ zurück.

Die Oogonien von Col. pulvinata stellen die Endzellen kurzer Zweiglein dar, in deren Nähe auch häufig Antheridien stehen. Später freilich erscheinen sie oft seitlich inseriert, weil ihre Tragzelle einen Ast bildet, der sie beiseite schiebt (Fig. 153, *3*, *4*). Das weibliche Organ der Col. pulvinata stellt im ungeöffneten Zustande einen flaschenförmigen Körper mit recht langem Halse dar; letzterer ist mit farblosem Plasma gefüllt, ein Chromatophor liegt (Fig. 153, *4*) an der Basis des Ganzen, nahe dabei der Zellkern. Die Öffnung erfolgt unter Aufquellung und Verschleimung der Spitze, dabei geht nach meinen Befunden vielleicht auch ein wenig Protoplasma verloren, aber irgendwelche Bestandteile des Kernes werden nicht ausgeschieden. Dieser letztere behält ruhig seinen Platz bei und das Plasma zieht sich um ihn zum Ei zusammen (Fig. 153, *5*).

Nun muß ein Spermatozoid in den Hals einschlüpfen. Direkt habe ich das nicht beobachtet, aber ich fand Stufen der Entwickelung, in welchen das Ei gerade durch eine Membran vom Halse getrennt war (Fig. 153, *6*) und noch zwei Kerne zeigte. Diese verschmelzen später in der üblichen Weise miteinander.

Die so entstandene Zygote (Oospore) wächst noch erheblich, sie wird kugelig, der Chloroplast teilt sich in acht Stücke und diese werden derart angeordnet, daß je ein Chromatophor in einen Oktanten der Kugel wandständig zu liegen kommt (Fig. 153, *7*). Der Kern liegt noch lange seitlich, mit vorschreitender Reifung rückt er ins Zentrum und der ganze Raum füllt sich mit Reservesubstanz.

Während dieser Zeit spielt sich aber noch ein anderer Prozeß ab: die Oospore wird in ein einschichtiges pseudoparenchymatisches Gewebe eingeschlossen, und so resultiert eine Sporen-, besser eine Zygotenfrucht. Nicht bloß von der Tragzelle, sondern auch von benachbarten Ästen wachsen nämlich Zweiglein gegen das Oogonium hin, legen sich zunächst an dieses und schließen durch weiteres Wachstum und durch Verzweigung dicht zusammen (Fig. 153, *7*). Ist die Oospore vollends eingehüllt, so wird um sie noch eine dicke braune Membran gebildet. Soweit ich aus Mikrotomschnitten schließen kann, entsteht diese dadurch, daß einerseits die Membran des Oogoniums, andererseits aber auch die Membran der Hüllzellen sich dort verdickt, wo beide unmittelbar aneinander grenzen (vgl. Fig. 153, *8*).

Der braune Mantel besteht danach aus zwei Lamellen differenten Ursprungs. Dabei ist nicht ausgeschlossen, daß korrespondierende Stellen in den Nachbarzellen unverdickt bleiben und so Tüpfel bilden, wie JOST das für C. Nitellarum angibt. Ist die derbe Membran gebildet, so sterben die Hüllzellen ab und die Zygotenfrucht überwintert. Auch die übrigen Teile der Coleochaetenpflanze gehen in der ungünstigen Jahreszeit, soweit ich sehe, vollends zugrunde.

Die Seitenäste, welche das ursprünglich endständige Oogon zur Seite drängten, wachsen häufig erheblich weiter und erzeugen nach einiger Zeit (einigen Wochen?) wiederum annähernd gleichzeitig Sexualorgane. Da die älteren Oogonien ebenso wie die jüngeren annähernd in gleicher Entfernung vom Zentrum des ganzen Polsters gebildet werden, erhält man demnach in einem solchen zwei konzentrische Zonen von Früchten. Mehr werden kaum gebildet, dagegen trifft man an Pflänzchen, welche später zur Entwickelung kamen, häufig nur eine Zone. Aus dem Gesagten ergibt sich auch, daß nicht in jedem Polster alle Stufen der Oogoniumentwickelung gleichzeitig zu finden sind. Soweit zunächst C. pulvinata.

Die Zonenanordnung der Oogonien kehrt bei fast allen einigermaßen regelmäßig wachsenden Coleochaeten wieder und ist nach PRINGSHEIM's Angaben und Zeichnungen besonders deutlich bei C. scutata und orbicularis. Schon das ist ein Hinweis darauf, daß bei allen Spezies mutatis mutandis die Oogonien in annähernd gleicher Weise gebildet werden. Das läßt sich denn auch entwickelungsgeschichtlich demonstrieren, sogar für die sonst in solchen Dingen abweichende Col. scutata. NÄGELI wie JOST stellen für letztere fest, daß die Oogonien hier aus Randzellen entstehen, die im Wachstum zurückbleiben und dann von den weiterwachsenden Nachbarn seitlich umwallt werden. Anders ausgedrückt: die Oogonien stehen terminal an einer Zellreihe (Faden), welche ihr Wachstum nach Ausbildung des Oogons sistiert.

Bei Col. scutata, wie bei den meisten Arten, welchen aufrechte Fäden fehlen, erhebt sich das Oogon über die Scheibe als halbkugeliger Körper; in diesen Fällen pflegt der Oogoniumhals auf eine kurze Papille reduziert zu sein.

Alle diese Formen, die ja dem Substrat angepreßt sind, berinden ihre Zygoten (Oosporen) nur auf der vom Substrat abgekehrten Seite.

Beim Erwachen der Vegetation, d. h. je nach dem Standorte im März
Keimung. bis Mai beginnt die Keimung der Zygotenfrucht.

Die Chromatophoren, welche auch im ruhenden Zustande ihre Farbe nicht ganz einbüßten, erhalten wieder frischere Töne, und bald bildet sich nach voraufgegangener Kernteilung eine Wand, welche auf der Längsachse des einstigen Oogoniums senkrecht steht. Sie ist Querwand zu nennen. Nunmehr folgen Längswände, welche Oktanten bilden, und letztere zerfallen weiter durch einige Teilungen, bis etwa 8—16 Zellen in jeder Kugelhälfte herausgeschnitten sind. Da keine Querteilungen mehr einsetzen, berühren alle entstandenen keilförmigen Zellen mit einer schmalen Fläche die erste (Quer-) Wand (Fig. 153, 8). Sind sie fertig gebildet, dann reißt die Zygote in der Region, welche etwa der Querwand entspricht, auf (Fig. 153, 8), und alsbald tritt aus jeder der geschilderten Zellen ein Schwärmer hervor, der den vegetativen Schwärmern im Aufbau völlig gleicht und wie dieser keimt. Ganz gleichwertig sind diese Zoosporen den früher erwähnten aber kaum, und um Mißverständnisse nicht wieder aufkommen zu lassen, mögen sie als Carpozoosporen gekennzeichnet sein.

Die gegebene Darstellung der Oosporenkeimung wird durch CHODAT's

unabhängig von mir gewonnene Versuchsresultate bestätigt; sie weicht aber von PRINGSHEIM's Angaben ab. Nach ihm sollte ein nach allen Richtungen unregelmäßig geteilter Zellkörper entstehen. Das ist sicher nicht richtig, und damit fallen auch mancherlei Versuche, aus PRINGSHEIM's Befunden eine Verwandtschaft der Moose mit den Coleochaeten herauszulesen. Wir kommen auf diese Dinge teils im Abschnitte über den Generationswechsel, teils in dem über die Verwandtschaften zurück.

Als hervorstechendes Merkmal der Coleochaeten muß immerhin die Zellteilung in der Zygote und außerdem die Umrindung der letzteren gelten. Daneben mag man die Antheridien- und Oogonienbildung als charakteristisch heranziehen. Ich meine aber, man sollte auf die Halsbildung der Oogonien kein so großes Gewicht legen, wie man zeitweilig getan hat. Das Ding fehlt manchen Arten fast ganz, und bei Phaeophila z. B. (S. 227) kommen andererseits auch Halsfortsätze an den Sporangien vor, welche der Entleerung dienen. Solche Organe sind event. rein biologisch verständlich, nicht aber immer für phylogenetische Spekulation verwendbar.

Bemerkt sei noch, daß CHODAT in seinen Kulturen allerlei Keimungsabnormitäten der Zoosporen und Zygoten fand. Von prinzipieller Bedeutung sind diese aber kaum.

Literatur.

CHODAT, Etudes de biologie lacustre. Coleochaete pulvinata. Bull. de l'herb. Boiss. 1898. **6.** p. 457.

JOST, L., Beiträge zur Kenntnis der Coleochaeten. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 433.

OLTMANNS, FR., Die Entwickelung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata. Flora 1898. **85.** p. 1.

PRINGSHEIM, N., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. III. Die Coleochaeten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. **2.** Ges. Abh. **1.**

9. Chroolepidaceae.

Zu dieser Familie zähle ich Trentepohlia (Chroolepus), Phycopeltis, Cephaleuros, das sind faden- oder scheibenförmige Algen, welche in ihren Zellen Hämatochrom mehr oder weniger reichlich führen und welche charakterisiert sind durch die Kugelform der Gametangien (Kugelsporangien) und den gekrümmten Stiel der Zoosporangien (Hakensporangien), letztere werden in toto abgeworfen.

Ich schließe mit KARSTEN u. a. die auf S. 236 erwähnten, rein grünen Formen aus, die WILLE und SCHMIDLE nicht sehr glücklich mit den Chroolepideen vereinigten, und glaube mit anderen Autoren, daß man so eine ganz natürliche Gruppe erhält. WILLE's Trennung der Chroolepideen und Mycoideaceen scheint mir nicht geboten, auch nicht die Einreihung der Pringsheimia usw. in letztere.

Die neueste eingehende Bearbeitung der Chroolepideenfamilie liegt von KARSTEN vor, ihr gingen vorauf Arbeiten von GOBI, CUNNINGHAM, WARD u. a., sowie kürzere Berichte der unten zu nennenden Autoren. Mit der Speziesbeschreibung haben sich besonders DE WILDEMAN, HARIOT, SCHMIDLE, JENNINGS, DE TONI und SACCARDO zum Teil in zahlreichen kleinen Publikationen befaßt.

In der soeben angegebenen Umgrenzung stellen die Chroolepideen nur Landalgen dar, welche zwar in erster Linie über die Tropenzonen aller Erdteile verbreitet sind, aber doch auch von dort aus ihre Vorposten weit in die gemäßigten Zonen hinein entsenden.

In unseren Breiten bewohnen Trentepohlia aurea nebst Verwandten, sowie Tr. Jolithus feuchte Steine usw. Tr. umbrina findet sich auf Baumrinden, und auch in den Tropen kommen solche stein- und rindenbewohnende Arten vor. Schon in Europa gibt es einige Trentepohlia- und Phycopeltis-Arten auf Blättern, aber erst in regenreichen Tropengebieten entfalten diese epiphyllen Chroolepideen ihre volle Üppigkeit. In zahlreichen, aber ziemlich kleinen hellgelben Flecken bedecken sie speziell die derben, lederartigen Blätter der Tropengewächse. Sie sind so häufig, daß nach KARSTEN Tiere im Wege der Mimicry jene Flecken nachahmen, etwa so, wie kleine Falter die auf grüne Blätter entleerten Fäces der Vögel imitieren.

Bei derartigem Vorkommen kann es nicht Wunder nehmen, daß die Chroolepideen auch zur Flechtenbildung vielfache Verwendung finden. Man wolle darüber im Abschnitte Symbiose nachlesen.

Zellenbau. Die Zellen der Fäden und Scheiben haben die übliche zylindrische Form, nehmen aber auch gern Tonnengestalt an.

Die jugendlichen Zellen enthalten einen Zellkern, später aber finden sich in den älteren deren mehrere. Die Chromatophoren sind vielfach bandförmig, doch zeigt sich häufig auf älteren Stufen Zerfall in kurze Stücke und Scheiben, wie das auch bei Cladophora der Fall ist. Andere Arten haben von Anfang an zahlreiche kleinere Scheiben. Pyrenoide dürften fehlen.

Die an sich rein grüne Farbe der Chloroplasten sowohl als auch deren Umrisse werden häufig völlig verdeckt durch große Massen eines gelben, ölähnlichen Körpers, welcher in Tropfenform dem Plasma eingelagert ist, durch das Hämatochrom. Dasselbe ist in Alkohol schwer, in Äther und Chloroform leicht löslich. Osmiumsäure färbt es tief schwarz, Jodlösungen verschiedener Art geben schwarze Färbungen, Schwefelsäure allein färbt dunkelblau. Speziell durch letztere Reaktion ist der Körper relativ sicher zu identifizieren.

Das Hämatochrom tritt bei intensiver Beleuchtung besonders reichlich auf, es geht wesentlich zurück bei Beschattung und schwindet z. B. mehr oder weniger in Objektträgerkulturen. Demnach scheint dasselbe einen Schutzkörper des Chlorophylls gegen zu intensive Besonnung darzustellen, das darf, obwohl klare Versuche in dieser Richtung fehlen, wohl angenommen werden.

Die Zellwand quillt leicht mit Schwefelsäure, sie ist mehrfach geschichtet und besonders an besonnten und trocken gewachsenen Exemplaren recht derb; an diesen kann auch ein Abblättern der äußersten Membranschichten bemerkt werden. Im Gegensatz dazu wird unter äußeren Einflüssen mancherlei Art (z. B. Feuchtigkeit) die Haut an neu gebildeten Zellen dünner und zarter. Vorzugsweise an Zellen mit stark verdickter Membran treten Tüpfel in den Querwänden der Fäden sehr deutlich hervor. Plasmatische Verbindungen konnten freilich nicht nachgewiesen werden.

Die Membranen sind, einmal gebildet, augenscheinlich nicht sehr dehnbar und wachstumsfähig, denn beim Vortreiben von Seitenästen, werden die älteren Schichten einfach durchbrochen und gesprengt, während der junge Ast hervortritt. Dasselbe tritt bei Bildung der Sporangien ein.

Die Entstehung der Äste bietet im übrigen keine Besonderheiten.

Einige Arten der Familie besitzen bläuliche Farbentöne, so Trentepohlia cyanea und Phycopeltis nigra (JENNINGS). Solche resultieren aus der Einlagerung blauen Farbstoffes in die Zellwand.

Sehr bekannt ist der Duft, welcher gewissen Spezies unserer Gruppe zukommt, insbesondere weiß man, daß Trentepohlia Jolithus, jene rotbraune Alge, welche in mäßig feuchten Gebirgsgegenden das Gestein massenhaft überzieht, nach Veilchen riecht (Veilchenstein). Sitz und Entstehung des Jonons, das den Geruch verursacht, sind aber meines Wissens nicht genügend ermittelt.

Die Vegetationsorgane der Chroolepideen sind je nach der Lebensweise der einzelnen Spezies sehr verschieden. *Vegetationsorgane.*

Am einfachsten übersehbar sind wohl die rasenbildenden Formen, wie unsere Trentepohlia aurea, die tropischen Tr. bisporangiata, moniliformis u. a. Dieselben besitzen eine Sohle, zusammengesetzt aus Fäden, welche auf dem Substrat unregelmäßig hinkriechen und aufrechte verzweigte Fäden erstehen lassen, die mehr oder weniger stark ineinander gewachsen sind. Fig. 155, *4* gibt ein Stück eines aufrechten Sprosses wieder.

Etwas reduziert erscheint Tr. cyanea. Ihre Zweige wachsen fast alle dem Substrat angeschmiegt wirr durcheinander, nur relativ wenige Äste erheben sich haarähnlich von den kriechenden Massen. An solche Formen schließt auch Tr. Jolithus an.

Trentepohlia (Chroolepus) umbrina (Fig. 155, *1—3*) wird gern für die einfachste Form der Trentepohlien gehalten, von welcher sich die übrigen herleiten möchten. Es wird indes immer wahrscheinlicher, daß Tr. umbrina in der gewöhnlichen Ausgestaltung eine reduzierte Form ist. Die typische Tr. umbrina tritt unter der Borke verschiedener Bäume in Gestalt kurzer, wenig verzweigter Fäden auf, deren gerundete Zellen mit Vorliebe auseinander fallen und die sich auch in dieser Gestalt vermehren können (Fig. 155, *1*). An den nämlichen Bäumen aber, welche die Tr. umbrina in Mannshöhe beherbergen, fand nun GOBI nahe dem Boden eine Tr. uncinata, welche lange Fäden bildet (Fig. 155, *3*). Diese Fäden können aus kugelförmigen Zellen hervorgehen. DECKENBACH gibt dann positiv an, daß die beiden Formen zusammengehören, und glaubt sogar, daß Tr. aurea in den nämlichen Formenkreis gezogen werden müsse. DE WILDEMAN bestätigt das. Trotzdem hat die Sache nicht überall vollen Glauben gefunden; der eine Florist zieht die Arten, den obigen Angaben entsprechend, zusammen, der andere hält die alten Formen getrennt. Erneute Kultur muß wohl Licht schaffen. Immerhin halte ich es für äußerst wahrscheinlich, daß Tr. umbrina nicht bloß in den wenigzelligen Komplexen vorkommt, sondern daß sie auch in Form verzweigter Fäden auftreten kann. Sie würde somit von dem Verhalten eines Stigeoclonium nicht wesentlich abweichen.

Von Tr. aurea und Verwandten zweigen sich dann Formen ab wie diejenige, welche KARSTEN als Chroolepus amboinensis bezeichnet hat (HARIOT will sie zu Phycopeltis ziehen); dieser bildet eine Sohle, von welcher sich zahlreiche Fäden erheben. Sowohl die Sohle als auch die Fäden bilden Fortpflanzungsorgane.

Von hier gelangen wir zu Phycopeltis, d. h. zu Formen, welche auf regelmäßig wachsende, glatte, einschichtige Scheiben reduziert sind, nur vereinzelte kurze Glieder erheben sich über die Scheibe.

Auf der anderen Seite führt Chr. amboinensis hinüber zu den Cephaleuros-Arten, das sind meistens mehrschichtige Sohlen, von welchen sich

zwischen einem ziemlich dichten Haarpelze auch fruchttragende Zweige erheben (Fig. 154, *2*).

Überblickt man die ganze Reihe der Chroolepideen, so sieht man alsbald, daß die Coleochaeten und Chaetophoreen aufs getreueste kopiert werden. An die Chaetophoreen aber klingen die Chroolepideen biologisch um so mehr an, als auch sie sich schließlich auf das Parasitieren verlegen, und dann resultieren die Formen, welche als Mycoidea parasitica durch CUNNINGHAM zunächst bekannt und dann durch WARD eingehend und sorgfältig beschrieben worden sind. KARSTEN macht aber darauf aufmerksam, daß die Mycoidea parasitica zweifellos eine Anzahl von Formen umfaßt, welche unter Einreihung in das Genus Cephaleuros zu trennen sind.

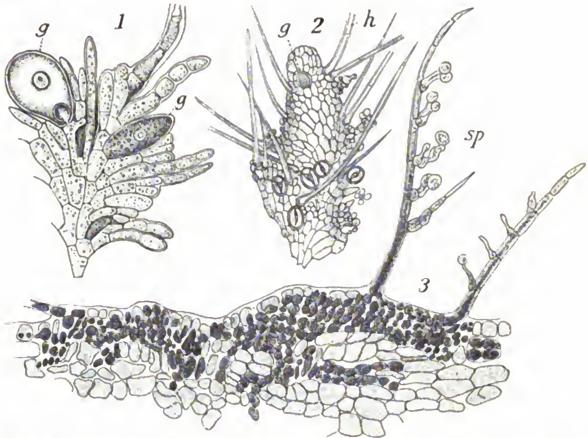


Fig. 154. *Cephaleuros* n. KARSTEN. *1 C. laevis* mit Gametangien (*g*). *2 C. mycoidea*, Habitusbild. *h* Haare, *g* Gametangien. *3 C. minimus* mit Sporangien (*sp*), im Blattgewebe von *Zizyphus*.

Zu diesen gehören Cephaleuros parasiticus, Ceph. Mycoidea und Ceph. Coffeae. Von der Wachstumsweise dieser Formen mag die Fig. 154, *3* einen vorläufigen Begriff geben. Eingehender besprechen wir sie im Parasitenkapitel.

Fortpflanzung. Die Fortpflanzung der Chroolepidaceen weist noch manche dunklen Punkte auf, immerhin ist eine feste Basis für die Beurteilung des Ganzen in letzter Zeit gewonnen worden, und so glaube ich Zoosporangien und Gametangien unterscheiden zu dürfen.

Als Zoosporangien spreche ich die Gebilde an, welche G. KARSTEN Hakensporangien nannte. Das sind (Fig. 155, *7—10*) annähernd kugelige Gebilde, welche einer knie- resp. hakenförmig gebogenen Tragzelle aufsitzen. Das Knie ist bald schärfer, bald schwächer ausgeprägt, sichtbar ist es immer.

Die Tragzelle pflegt relativ inhaltsarm zu sein, um so mehr Plasma enthält die Sporangiumzelle selber, werden doch aus ihr zahlreiche Zoosporen in der üblichen Weise gebildet. Diese Schwärmer werden aber nur in einzelnen Fällen direkt entleert, in der Regel wird das ganze kugelige, von oben etwas flach gedrückte, gelegentlich mit einem kurzen seitlichen Fortsatze versehene Sporangium als Ganzes abgeworfen. Der Mechanismus hierfür ist gegeben in konzentrischen Ringverdickungen der Membran, welche Sporangium und Stielzelle scheidet. Ein Zellulosering entsteht ganz peripher (*ar*, Fig. 154, *7*, *9*), ein zweiter (*ir*) mehr gegen die Mitte hin. Soll das Sporangium abgeworfen werden, so reißt erst der äußere Ring (Fig. 155, *9*), die Membran spaltet sich in zwei Lamellen,

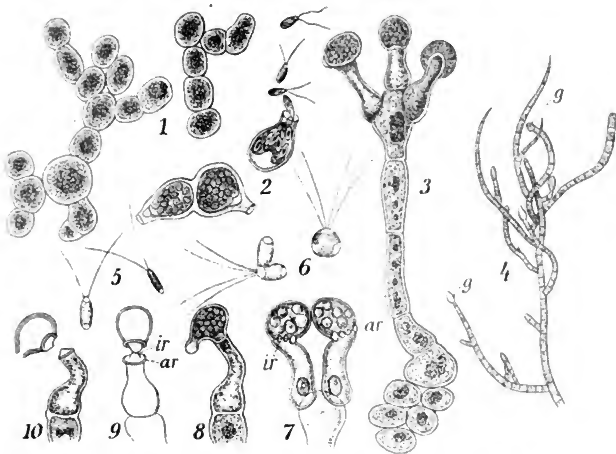


Fig. 155 n. Gobi, Karsten und Wille. *1 Trentepohlia (Chroolepus) umbrina;* Fäden, sich in Einzelzellen auflösend. *2* Gametangien von derselben. *3* dieselbe mit Sporangien (früher *Chroolepus uncinatus*). *4 Trentepohlia aurea*, Sproß mit Gametangien. *5*, *6* Gameten v. *Tr. Bleischii*. *7* Sporangien v. *Cephaleuros Mycoidea*. *8—10* Dieselben bei *Trent. umbrina*. *g* Gametangien. *ar* Außenring. *ir* Innenring.

welche nach oben und unten vorgetrieben werden; schließlich reißt auch der innere Ring und das Sporangium ist frei, die Stielzelle bleibt als Stumpf, an welchem die Ringe noch sichtbar sind (Fig. 155, *10*), zurück. Das Abwerfen der Zoosporangien erfolgt bei trockenem Wetter. Der Wind sorgt dann für eine Verbreitung derselben durch Verstäubung, wie bei vielen Pollenkörnern. Mit dieser Tatsache in Zusammenhang steht wohl eine andere: die später zu besprechenden Gametangien sind häufig den Scheiben usw. eingesenkt, die Zoosporangien aber erheben sich, wie das fast alle Beobachter schildern, auf Trägern über das Substrat; selbst bei

den sonst ganz glatten Phycopeltisscheiben stehen sie auf kurzen Stielen und bei Cephaleuros (Fig. 154) durchbrechen sie auf reich gegliederten Zweigen Epidermis oder Cuticula der Wirtspflanze. Ob auch die häufig büschelförmige Anordnung der Hakensporangien etwas mit deren Verbreitung zu tun hat, mag dahingestellt sein.

Die verstäubten Sporangien entleeren ihre Schwärmer nach Benetzung durch Tau, Regen usw. aus der deutlich erkennbaren schnabelförmigen Papille (Fig. 155, *8*). Der Prozeß geht oft so rasch vor sich, daß man wohl annehmen möchte, die Zoosporen seien bereits vorgebildet, ehe die Berührung mit Wasser Platz griff.

Tropischer Regen wird natürlich die Zoosporen fortschwemmen, er sorgt für deren Verbreitung, spült sie aber auch wohl in Unebenheiten der Substrate, in Spaltöffnungen usw. hinein. Hier keimen sie, ohne daß je eine Kopulation Platz gegriffen hätte, sofort, und das scheint mir die Berechtigung zu der von uns gewählten Bezeichnung darzutun. Die etwas abweichend gebauten Sporangien der Tr. annulata, die Brand als Trichtersporangien beschreibt, schließen sich hier vielleicht an.

Nur konsequent ist es, wenn wir jetzt Karsten's Kugelsporangien Gametangien nennen. In der typischen Ausbildung sind das ziemlich große, kugelig aufgeschwollene Zellen, in welchen zahlreiche Schwärmer auf dem üblichen Wege gebildet werden. Bei den fädig-verzweigten aufrechten Formen (Tr. aurea usw.) sitzen die in Rede stehenden Organe einzeln am Ende von längeren, kürzeren oder kürzesten Ästen (Fig. 155, *4*, *g*), sie können sich häufen, wenn mehrere kurze Zweiglein beisammen stehen. Das kann auch für Gattungen und Arten zutreffen, die relativ wenig Sprößlein über das Substrat emporsenden (Cephaleuros u. a.), jedoch werden die Kugelsporangien mit Vorliebe in die Sohlen verlegt, wo diese den dominierenden Teil des Vegetationskörpers ausmachen (Fig. 154, *1*, *2*). Die Stellung am Ende von Zellreihen bleibt hier noch überall gewahrt.

Doch dem ist nicht immer so. Schon bei Trentepohlien der Aureagruppe können einzelne Zellen, welche in der Kontinuität des Fadens liegen, ebenso zu Gametangien werden, wie zahlreiche Scheibenzellen von Phycopeltis-Arten, und bei Tr. umbrina beobachten wir gar, daß jede beliebige Gliederzelle, mag sie sich im Fadenverbande befinden oder isoliert sein, zur Bildung sexueller Schwärmer befähigt ist. In solchen Fällen freilich geht die typische Form der Kugelsporangien vielfach verloren, man vergleiche nur Fig. 155, *2* mit Fig. 154, *1*.

Aus den Kugelsporangien bilden sich Schwärmer oft in großer Geschwindigkeit, z. B. sieht man solche aus Exemplaren von Trentepohlia umbrina in fünf bis zehn Minuten austreten, wenn man die vorher trockenen Massen mit Wasser befeuchtet. Man darf auch hier wohl annehmen, daß sie bereits vorgebildet waren.

Diese untereinander gleichgestalteten Schwärmer der Trentepohlien sind nach Wille anfangs eirund und von der Seite her flach gedrückt (Fig. 155, *5*), später aber werden sie fast kugelig oder elliptisch und haben am Vorder- sowie am Hinterende einen hellen Fleck. Wille sah wiederholt die Verschmelzung derselben, im wesentlichen in bekannter Form (Fig. 155, *6*), auch an Tr. Bleischii beobachtete er sie und Lagerheim konstatierte ähnliches an ähnlichen Spezies.

Neuerdings hat dann Karsten Wille's und Lagerheim's Beobachtungen an einer Phycopeltis-Art bestätigt. Die Schwärmer aus den „Kugelsporangien“ kopulierten unter gewissen Umständen. Da Phycopeltis im

System von Tr. umbrina immerhin ziemlich weit entfernt steht, darf man wohl annehmen, daß alle Chroolepideen aus den Kugelsporangien sexuelle Schwärmer entwickeln können.

Andererseits aber besteht kein Zweifel darüber, daß die Schwärmer der Gametangien auch ohne Kopulation keimen können. Das geht aus mehrfachen Beobachtungen älterer Autoren hervor, und außerdem fand Karsten, daß bei Phycopeltis die Kopulation nur zu bestimmten Zeiten einsetzte, zu anderen Zeiten war davon nichts zu bemerken; trotzdem keimten die Gameten auch dann anstandslos.

Ob hier ein Fall von Parthenogenesis vorliegt oder ob es sich um Mikrozoosporen handelt, die bislang unerkannt blieben, muß weitere Untersuchung lehren. Mir scheint, das alles klingt am meisten an die Ectocarpeen an, und wie man dort die plurilokulären Sporangien trotz unvollkommener Kenntnis Gametangien nennt, so darf man das auch wohl bei unserer Familie tun.

Gametangien und Zoosporangien kommen häufig auf den nämlichen Individuen vor, häufig aber erscheinen sie getrennt und es ist nicht immer leicht, namentlich nicht ohne Kultur, die Zusammengehörigkeit der beiden Fruchtformen bei einer Spezies zu erweisen. So ist z. B. wahrscheinlich (S. 249), daß die Hakensporangien in Fig. 155, *3* zu Trentep. umbrina gehören; absolut sicher ist es nicht. Kein Wunder daher, daß in der Literatur manche Arten nur mit einer Sorte von Sporangien aufgeführt werden; ob sie die korrespondierende besitzen, ist noch festzustellen. Erst wenn noch mehr Arten untersucht sind, lohnen sich aber weitere Schlüsse in dieser Richtung.

Man kann nun mit Karsten die Frage stellen, wie die Hakensporangien entstanden sind. Der Autor leitet sie von den Kugelsporangien her, führt also die Zoosporangien auf Gametangien zurück. Das leuchtet mir aus allgemeinen Gründen nicht ein. Wir werden später sehen, daß für gewöhnlich der umgekehrte Weg eingeschlagen sein dürfte.

Die Frage wird kaum zu erledigen sein, ehe wir nicht über die Verwandtschaftsbeziehungen der Chroolepideen besser als heute orientiert sind.

Gelegentlich wurde die Vielkernigkeit der Chroolepideenzelle ins Gefecht geführt, um einen Anschluß an die Siphonocladiaceen zu erzielen. Da die jugendlichen Zellen indes nur einen Kern führen, scheint mir eine solche Verbindung nicht gefordert zu werden. Näher wird mit einem gewissen Rechte für viele Autoren ein Anschluß an die Chaetophoraceen liegen. Zu diesen mögen sie eine Parallelreihe bilden, die sich in ganz spezifischer Weise an das Leben außerhalb des Wassers angepaßt hat; und diese Anpassungen sind tatsächlich sehr augenfällig.

Die Zoosporangien haben in ihrem ganzen Verhalten eine überraschende Ähnlichkeit mit den Gonidien der Peronosporeen, und es ist ja auch unverkennbar, daß die extrem parasitisch entwickelten Cephaleuros-Arten im Wachstum ihrer vegetativen Organe an jene Pilzgruppe anklingen. Der Parasitismus einerseits, die luftige Lebensweise andererseits haben diesen Formen den Stempel aufgedrückt. Doch auch die epiphytischen Chroolepideen sind an diese recht vollkommen angepaßt. Die Scheiben resp. Sohlen dienen zur Festheftung auf oft glatten Blättern und sorgen dafür, daß selbst tropische Regengüsse die Pflanzen nicht fortschwemmen. Die Haare und abstehenden Zweige halten das Wasser eine Zeitlang fest, und dasselbe gilt für die rasenbildenden Fäden der rinden- und felsbewohnenden Arten vom Typus der Tr. aurea u. a. Die epiphyllen Chroolepideen erinnern aber weniger an Pilze als an tropische blattbewohnende Lebermoose, die besonders Goebel vom biologischen Standpunkt aus beschrieben hat.

Literatur.

BRAND, Zur näheren Kenntnis der Algengattung Trentepohlia Mart. Beih. z. botan. Zentralbl. 1902. **12.** p. 200.

CUNNINGHAM, D. D., Mycoidea parasitica. Ein neues Genus parasit. Algen usw. Transact. of Linn. soc. 1879. 2 ser. bot. **1.** p. 301.

DECKENBACH, C., Über den Polymorphismus einiger Luftalgen. Scripta bot. Petersburg 1893. **4.** p. 32.

GOBI, Chr., Algologische Studien über Chroolepus Ag. Bull. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1872. **17.** p. 124.

GOEBEL, K., Morphologische und biologische Studien. I. Epiphyt. Farne u. Muscineen. Ann. Buitenzorg 1887.

HARIOT, P., Verschiedene Abhandlungen über Chroolepideen. Journ. de bot. **3.** p. 345. **4.** p. 77. **5.** p. 77, 114, 288. **7.** p. 216, 296.

HILDEBRAND, F., Über einen Chroolepus mit Zoosporenbildung. Bot. Z. 1861. **19**. p. 81.

JENNINGS, A. V., On two new species of Phycopeltis from New-Zealand. Proc. Roy. Irish Acad. Dublin 1896. 3 ser. **3.** p. 753.

KARSTEN, G., Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Ann. Buitenzorg 1891. **10.** p. 1.

LAGERHEIM, G. v., Bidrag till Sveriges Algflora. Öfversigt af Vet. Akad. Förhandlingar. Stockholm 1883. p. 74.

SCHMIDLE, W., Vier neue, von Prof. Lagerheim in Ecuador gesammelte Baumalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 456.

—— Über drei Algengenera. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19.** p. 10.

TONI, DE, e SACCARDO, F., Revisione di alcuni generi di Cloroficee epifite. Notarisia 1890.

WARD, M. H., Structure, development and Life-history of a tropical epiphyllous Lichen (Strigula complanata Fee.). Transact. of the Linnean soc. of London 1884. 2. ser. bot. **2.** pt. 6. p. 87.

WILDEMAN, E. DE, Les Trentepohlia des Indes Neerlandais. Ann. Buitenzorg 1890. **9.** p. 127.

—— Abhandl. über Chroolepideen. Bull. soc. bot. de Belgique 1888, 1889, 1894, 1897.

—— Notes sur quelques espèces du genre Trentepohlia Mart. Ann. soc. belge de microsc. 1894. **18.** p. 1.

—— Les espèces du genre Trentepohlia. Notarisia 1896. **11.** p. 84.

WILLE, N., Über die Zoogonidien bei Trentepohlia und ihre Kopulation. Botaniska Notiser 1878. p. 165.

—— Über die Schwärmzellen und deren Kopulation bei Trentepohlia Mart. Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 426.

d. Siphonocladiales.

Die Gruppe zerfällt in folgende Familien:

α) Isogame.

1. **Cladophoraceae.** Alle Zellen in den Sprossen verschiedenen Grades sind annähernd gleich. Ein Hauptstamm tritt nicht hervor. Typus: Cladophora.

2. **Siphonocladiaceae.** Eine große Zelle bildet einen Hauptstamm, von welchem meist zahlreiche reich verzweigte Äste ausgehen. Letztere aus kleineren Zellen gleichartig zusammengesetzt. Typus: Siphonocladus.

3. **Valoniaceae.** Sproßsystem aus wenigen blasig aufgetriebenen Riesenzellen zusammengesetzt. Eine Stammzelle oft kaum erkennbar. Typus: Valonia.

4. **Dasycladaceae.** Eine vertikale, große Stammzelle trägt zahlreiche, meist vielzellige Wirteläste oder deren Äquivalente. Typus: Dasycladus.

β) Oogame.

5. **Sphaeropleaceae.** Unverzweigte wurzellose Fäden, aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Chromatophoren ringförmig.

1. Cladophoraceae.

Chaetomorpha, Anadyomene,
Rhizoclonium, Microdictyon,
Cladophora (inkl. Pithophora)

sind die wichtigsten Gattungen der obengenannten Familie, über welche eine zusammenfassende Bearbeitung nicht vorliegt.

Sie sind zum mindesten in der Jugend festgewachsen und zwar bevorzugen sie totes Substrat; doch dringen einzelne Arten mit ihren Wurzelfäden auch in das lebende Gewebe anderer Algen ein.

Viele Cladophoren fluten im Wasser der Bäche und Ströme, andere leben in Seen und im Meer, aber auch in diesem wählen sie Standorte nahe an der Oberfläche, an welchen ausgiebige Bewegung herrscht. Das schließt nicht aus, daß wieder andere Cladophora-Arten, Rhizoclonium, Chaetomorpha sich in ruhigen Buchten und Tümpeln sowohl des Süß- wie des Salzwassers ansiedeln. In diesen können sie auch nach der Loslösung schwimmende Watten bilden oder aber sich zu Krusten, Polstern usw., ja zu den sog. Meerbällen ausgestalten.

Anadyomene und Microdictyon sind Bewohner wärmerer Meere. Im Mittelmeere wächst erstere auf Klippen an der Oberfläche, während Microdictyon tiefer hinabsteigt, noch aus 50 m Tiefe wird es zwischen Posidoniablättern emporgeholt.

Vegetationsorgane.

Alle Chaetomorpha-Arten (Lagerheim, Richter usw.) stellen eine einzige Reihe großer Zellen dar, sind also unverzweigt (Fig. 161). Rhizoclonium (Gay) bildet eine mäßige Zahl oft gabeliger Äste aus, daneben oft kurze, fast dornartige Seitentriebe, Cladophora dagegen entwickelt ein so reiches System zahlreicher Zweiglein, daß große Büsche der Alge (Fig. 156) entstehen.



Fig. 156. Orig. *Cladophora* spez. Habitusbild.

Chaetomorpha und Rhizoclonium wachsen durch annähernd gleichmäßige Teilung aller Zellen des Fadens, bei den Cladophoren dagegen hat sich allmählich ein Scheitelwachstum herausgebildet. Dasselbe ist allerdings bei den verschiedenen Arten nicht gleichmäßig scharf ausgeprägt. Clad. gossypina steht nach Berthold auf einer relativ niedrigen Stufe. Zwar ist eine Scheitelzelle erkennbar, die Segmente derselben teilen sich aber so reichlich, daß die erstere stark in den Hintergrund tritt. Etwas schärfer ausgeprägt ist die Scheitelzelle schon bei Cl. farcta, die Segmente teilen sich weniger häufig als bei der vorher genannten Art, und bei Cl. prolifera endlich fand Berthold in den Segmenten kaum noch Teilungen, sodaß fast die ganze Verlängerung der Äste auf Rechnung der Scheitelzelle kommt. An solche Formen schließen sich die von Kjellman als Acrosiphonia zusammengefaßten Arten an, die sich außerdem durch eine besonders lange Endzelle der Äste auszeichnen.

Cladophora.

Die Verzweigung der Cladophora-Arten erfolgt fast überall in der Weise, daß die Gliederzellen der relativen Hauptsprosse an ihrem apikalen Ende (unmittelbar unter der gleichnamigen Querwand) eine Ausstülpung treiben, welche späterhin durch eine Wand abgegrenzt wird (Fig. 157, *2*) und dann fortwächst.

Dabei treten dann mancherlei sekundäre Lageänderungen ein. Häufig verschiebt sich der Seitensproß unter partieller Verdrängung des Muttersprosses

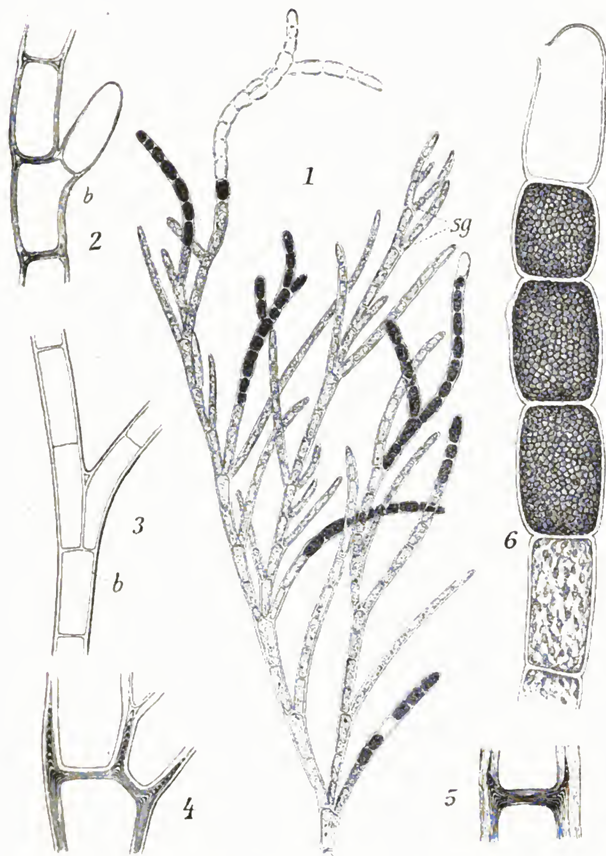


Fig. 157. *1* Zweig einer *Cladophora* spez. mit Zoosporangien. Orig. *2* junger Seitenzweig von *Cladophora hamosa* n. Rosenvinge. *3* älterer Seitenzweig von derselben mit dem Mutterspross verwachsen n. Nordhausen. *4* Schema einer Verwachsung n. dems. *5* Querwand von *Clad. rupestris* n. Rosenvinge. *6* Zoosporangien von *Cladophora* spez. stark vergr. Orig.

derart, daß man glauben möchte, es liege eine Gabelung vor *sg* (Fig. 157, *1*), häufig verwachsen auch beide Organe scheinbar miteinander (Fig. 157, *3*).

Magnus, Brand, Rosenvinge und Nordhausen haben diese Dinge behandelt, sind aber über die Erklärung der Prozesse natürlich nicht einig. Die nachträgliche Überführung des Haupt- und Seitensprosses in die Gabelstellung wird hervorgerufen, das ist kaum anders denkbar, durch Wachstumsprozesse am Oberende der Mutterzelle, welche den Zweig erzeugte (bei *b* Fig. 157, *2*, *3*), und nach Brand würde es sich bei der Zweigverwachsung auch in erster Linie um eine Aufrichtung des Ästchens durch Wachstum unterhalb seiner Basis handeln (bei *b*, Fig. 157, *3*). Ob diese an sich einfache Erklärung genügt, bleibt deswegen zweifelhaft, weil die Cladophoramembranen an den entscheidenden Stellen allerlei Faltungen aufweisen (Fig. 157, *4*, *5*). Längs- wie Querwände der Zellen bestehen nämlich aus einer größeren Anzahl von Schichten; schon in den gewöhnlichen Querwänden sind die mittleren Lagen in der Weise verschoben, wie es Fig. 157, *5* angibt, dort aber, wo ein Zweig ansetzt, resultieren die aus Fig. 157, *4* ohne weiteres ersichtlichen „Verwerfungen". (Die Autoren bestreiten freilich zum Teil das Vorhandensein der von Nordhausen in Fig. 157, *4* zwischen den zwei Sprossen gezeichneten Falten.)

Rosenvinge wie Nordhausen nehmen zur Erklärung der Falten Verschiebungen der inneren Membranschichten, ja der ganzen Zellen in dem äußeren feststehenden Membranzylinder an; sie suchen aber für diese Lagenänderungen verschiedene mechanische Ursachen verantwortlich zu machen. Dieserhalb muß ich auf die Arbeiten selbst verweisen.

Aegagropila. Als besondere Arten der Cladophorengruppe werden meist die Aegagropilen aufgefaßt, die besonders Lorenz, Kjellman und Brand studierten. Es handelt sich um Algen aus größeren Landseen (Mälarsee, Starnberger See, Lago maggiore usw.), welche teils in gerundeten Ballen, teils in Krusten oder Rasen, daneben noch in manchen anderen Formen vorkommen. Über die Ballen soll im allgemeinen Teile des Buches geredet werden, wir behandeln hier nur die Krusten. Diese (etwa $^1/_2$—1 cm dick) wachsen meistens recht tief, am Grunde der Seen festgeheftet auf leblosem Substrat. Zusammengesetzt sind sie aus unzähligen cladophoraähnlichen Zweigen, welche, annähernd vertikal, dicht nebeneinander stehen, im übrigen aber voneinander ganz unabhängig sind. Das schließt die Anwesenheit von mehr oder minder zahlreichen, horizontal liegenden Individuen, die zwischen den vertikalen hindurchkriechen, nicht aus. Wird schon dadurch ein Zusammenhalt des ganzen Rasens bedingt, so wird dieser noch verstärkt durch Rhizoiden, welche, von beliebigen Zellen ausgehend, die Zweige durchwuchern und sich auch wohl durch Krallen auf ihnen festklammern. Rhizoiden befestigen auch die Pflänzchen auf dem Substrat.

Kein Beobachter konnte bislang Zoosporen oder etwas ähnliches an den Aegagropilen wahrnehmen. Sie vermehren sich vielmehr nach Brand vegetativ wie die Moosrasen, indem die einzelnen Individuen in dem Maße an der Basis absterben wie sie sich an der Spitze verzweigen.

Auch einzelne Zweige können neuen Rasen den Ursprung geben.

Die Rasen überwintern nach Brand in toto, die Zellen der Zweige füllen sich mit Reservestoffen und erhalten derbe Membranen, im Frühjahr treiben die Äste an den Spitzen aus. Kjellman findet bei der von ihm untersuchten Art Basalkörper, d. h. dickwandige inhaltsreiche Zellen, welche dann die Zweige nach aufwärts entsenden. Das sind wohl überwinternde Einzelzellen, die man vielleicht mit den Akineten auf eine Stufe stellen darf. Doch ist die Sache unsicher, weil man die Herkunft jener Zellen nicht genau kennt.

Die Autoren unterscheiden mehrere Aegagropilen nach Form und Verzweigung der Zellen als besondere Arten. Das ist vorläufig nützlich, es darf aber nicht

vergessen werden, daß der Beweis der Selbständigkeit dieser Spezies noch aussteht. Ausgeschlossen scheint es mir nicht, daß man Varianten normaler Arten vor sich hat, die nur unter besonderen Bedingungen die skizzierte Form annehmen.

Anadyomene. Den Cladophoraceen zähle ich auch unbedenklich die Gattung Anadyomene (Derbès-Solier) zu. Diese Alge stellt (Fig. 158) ziemlich derbe Blättchen von oft einigen Zentimetern Höhe dar, welche mit kurzem basalen Stiele dem Substrat aufsitzen. Ein Blick auf unsere Figur lehrt, daß die Fläche des Thallus aus äußerst reich verzweigten, monosiphonen Fadensystemen aufgebaut ist. Die Einzelzellen gleichen in der Hauptsache

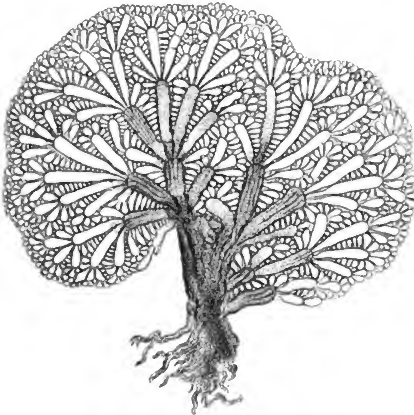


Fig. 158. *Anadyomene flabellata.* Orig.

denen von Cladophora. Soweit sie die Fäden niederer Ordnung zusammensetzen, sind sie ziemlich lang, oft gedunsen, an den Gliedern höherer Ordnung aber bleiben sie ganz kurz, oft fast würfelförmig (Fig. 158). Indem nun die Zweiglein des gleichen Astes alle dicht und lückenlos aneinanderschließen und zugleich sich mit ihren Spitzen gegen die korrespondierenden Zellen des Nachbarastes pressen, entsteht eine kompakte Scheibe, die auch einheitlich am Rande wächst. Verzweigung der Fäden in einer Ebene ist hierfür selbstverständliche Voraussetzung. Wie und warum die Zellen differenter Abstammung aneinander haften, bleibt in diesem Falle unklar.

Die älteren Teile werden meistens durch Wurzelfäden überdeckt (berindet), welche an den langen Zellen abwärts wachsen. Außerdem ergibt sich aus Agardh's u. a. Angaben, daß auch die kleineren (jüngeren) Zellen senkrecht zur Thallusfläche austreiben und eine mehr oder weniger vollkommene Berindung dadurch herbeiführen, daß jene Ausstülpungen sich seitlich berühren.

Microdictyon. Microdictyon (Fig. 159), schon von MONTAGNE, GRAY u. a. beschrieben, neuerdings von BITTER bearbeitet, stellt ein flaches Netzlein von einigen Zentimetern Durchmesser dar, dessen Maschen von grünen vielkernigen Zellen begrenzt werden. Dasselbe entsteht, kurz gesagt, durch cladophoraähnliche Zweigsysteme, deren Astenden miteinander verkettet sind. Wie bei Anadyomene liegt im wesentlichen Verzweigung in einer Ebene vor, Äste niederen und höheren Grades sind aber lange nicht so scharf durch die Größe unterschieden wie bei jener Gattung, außerdem stehen natürlich die Zweige nicht so dicht gedrängt.

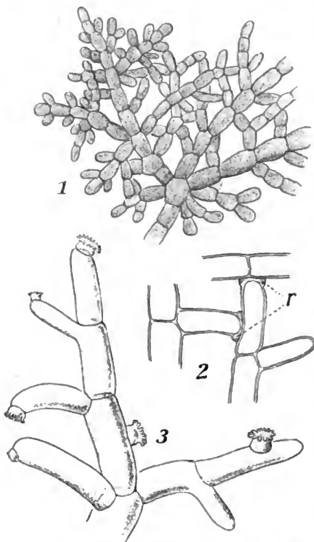


Fig. 159. *1 Microdictyon Montagneanum* Gray n. MONTAGNE (Engler-Pr.), Stück des Thallusrandes. *2* dass. n. BITTER, Verkettung der Zweige durch einen Zellulosering (*r*). *3 Boodlea*, Zweig mit Haftern n. MURRAY.

Die Netzverbindung entsteht dadurch, daß die jüngsten Zweige unter annähernd rechtem Winkel von der Mutterachse fort- und senkrecht auf benachbarte, meist ältere Sprosse zuwachsen. Stößt die Spitze des wachsenden Zweiges auf eine andere Zelle, so flacht sie sich ab und bildet nach BITTER einen Verdickungsring (Fig. 159, *2*, *r*), der die beiden ungleichnamigen Elemente verkettet; er dürfte wie eine Saugscheibe wirken. Auffallend ist, daß die Zweigspitzen immer richtig einen Ast erreichen, an dem sie sich festlegen können. BITTER vermutet ganz plausibel, aber ohne exakten Beweis chemotaktische Prozesse.

Microdictyon kann nach BITTER unter gewissen Bedingungen Äste bilden, welche aus der Verzweigungsebene heraustreten, und besonders am Rande des ganzen Thallus können freie, Cladophora-ähnliche Zweige entstehen. Solche Fälle führen dann leicht zu BERTHOLD's Microdictyon Spongiola hinüber, bei welcher die Äste zwar verkettet sind, aber nicht in einer Ebene liegen.

Diese Form klingt dann besonders an MURRAY's Boodlea an, die früher unter Cladophora ging. Nach allen Richtungen verzweigte Fäden vereinigen sich zu einem schwammigen Netzwerk. Die Zweigspitzen besorgen wieder die Verkettung, doch entstehen hier (Fig. 159, *3*) lappig verzweigte Haftorgane, wie wir sie für Struvea (s. unten) noch etwas eingehender schildern wollen.

Neben diesen Formen wird dann auch mit Recht in fast allen systematischen Werken (HARVEY, AGARDH usw.) die tropische Dictyosphaeria Dcne. genannt,

über welche MURRAY und CROSBY neuerdings kurze Notizen gaben. „Die jungen Pflanzen von D. favulosa“, sagt SCHMITZ (bei MURRAY), „sind massive Zellkörper von unregelmäßig kugeliger Gestalt ... Diese massiven Zellkörper sind großzellig, die großen Zellen aber sind angeordnet in unregelmäßige, verzweigte Zellreihen, die von der Insertionsstelle aus aufwärts fächerförmig auseinander laufen. Der ganze Zellkörper aber stellt ein kongenital verwachsenes Verzweigungssystem einer großzelligen Cladophora oder einer kleinzelligen Valonia dar, ... dessen Gliederzellen vielfach sekundär querverkettet sind durch ganz kleine Hafterzellchen.“

Diese Jugendstadien werden später durch Loslösung der mittleren Zellen voneinander und durch Zerstörung derselben hohl; es bleibt schließlich nur eine Lage großer Zellen übrig, welche den Mittelraum umschließt. Auch in diesem Stadium kann Wachstum erfolgen, häufig auch ein Aufreißen der Kugel usw. Bei gewissen Arten findet nach MURRAY noch eine partielle Berindung der großen Zellen durch kleinere statt. Doch ist diese Sache kaum ganz klar.

Einer Prüfung bedarf auch wohl noch die Entstehung der Hapteren, die mir auch durch CROSBY nicht ganz geklärt zu sein scheint.

Der Zellenbau der Cladophoraceen ist auf Grund ziemlich zahlreicher Untersuchungen einigermaßen bekannt, speziell Cladophora war häufig das Objekt, welches bei Fragen der allgemeinen Zellenlehre herangezogen wurde. *Zellenbau.*

Die Membranen pflegen, der Größe der Zellen entsprechend, derb und dick zu sein. Schichtung und lamellöse Struktur sind, wie schon S. 258 erwähnt, deutlich, und man gewinnt oft den Eindruck, daß die einzelnen Lagen nicht sehr fest zusammenhängen; wird doch mehrfach ein Abblättern der äußersten Schichten erwähnt. Aus diesem Grunde ist es auch nicht leicht, eine Cuticula, eine resp. mehrere Mittel- und eine Innenschicht deutlich zu unterscheiden wie in anderen Fällen.

Besonders auffallend sind jene Schichtungen nach CROSBY bei Dictyosphaeria. Diese Alge besitzt außerdem recht große Zapfen, welche (wie bei Marchantiahaaren) der Innenseite der Zellwand aufgesetzt sind. Auch sie sind aus zahlreichen sehr deutlichen Schichten aufgebaut.

Außer den Schichtungen kommen event. noch Streifungen usw. vor, über welche CORRENS u. a. berichten.

Ein mäßig dicker Plasmabelag schließt eine oft riesige Vakuole ein. Im ersteren liegen zu äußerst die Chromatophoren. Bei Chaetomorpha, Urospora (Fig. 161, *3*), Rhizoclonium und manchen Cladophora-Arten stellen sie einen einzigen, von zahlreichen Netzmaschen durchbohrten Körper (Hohlzylinder) dar, in den Pyrenoide recht regelmäßig eingelagert sind. Bei anderen Cladophoren besteht nach SCHMITZ Neigung zum Zerfall der Farbkörper in kleinere Stücke. Diese behalten aber ihre Netzanordnung bei. Nicht jedes Stück besitzt ein Pyrenoid (vgl. Kap. Chromatophoren). Bei Anadyomene und Microdictyon kehrt dieser Typus wieder.

Manche Rhizoclonien führen nach GAY, gewisse Acrosiphonien nach WILLE nur einen Kern in jeder Zelle, doch sind aus den gleichen Gattungen auch mehrkernige Formen bekannt und bei allen anderen Vertretern der Gruppe ist Vielkernigkeit Gesetz, wie zuerst SCHMITZ erkannte.

Die Kerne sind ebenso regelmäßig wie die Pyrenoide über die Zellen verteilt, doch stehen sie meist an Zahl hinter diesen zurück. Sie liegen in einer anderen Schicht des Plasmawandbelages, d. h. etwas weiter nach innen als die Chromatophoren. Die Teilungen verlaufen mitotisch, wie u. a. bei STRASBURGER nachzulesen ist.

Die Bildung neuer Zellwände steht nicht in direkter Abhängigkeit von der Kernteilung, es geht der Wandbildung höchstens ganz allgemein eine Vermehrung der Kerne voraus. Schon MOHL's Schüler WINTER beschrieb den Vorgang bei Cladophora im wesentlichen richtig, und seither ist er mehrfach, zuletzt von STRASBURGER, BERTHOLD u. a., studiert worden.

Die Zellteilung beginnt mit einer ringförmigen Verdickung des Plasmabelages ungefähr in der Zellmitte; in jener bildet sich ein Zellulosering und dieser vergrößert sich (vgl. Spirogyra) immer mehr nach innen zu. So entsteht (Fig. 160, *1*) ein Diaphragma, welches den Plasmaschlauch zusammenschnürt (Fig. 160, *6*) und schließlich ganz zerteilt. Die anfangs noch in der jungen Querwand vorhandene Mittelöffnung wird endlich geschlossen.

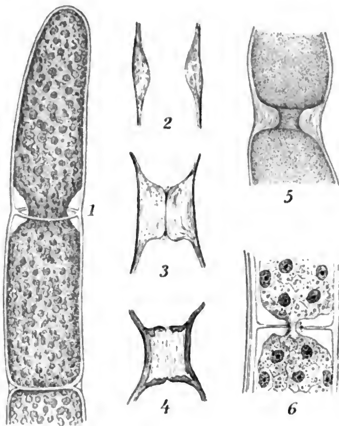


Fig. 160. *1* Zellteilung von *Cladophora glomerata* n. THURET. *2—4* Querwandbildung bei *Codium* Orig. Berthold. *5* Ringbildung im Faden von *Penicillus* n. WORONIN. *6* Zellteilung bei *Cladophora* n. STRASBURGER.

Die meisten Gattungen dürften sich wie Cladophora verhalten. Bei Rhizoclonium geht nach GAY die Ausbildung der Querwand oft äußerst langsam vonstatten, sodaß auch bei einkernigen Formen zeitweilig mehrkernige Zellen vorhanden sind.

Die Verankerung der Fäden auf dem Substrat erfolgt am einfachsten bei Chaetomorpha dadurch, daß die basale Zelle, welche recht lang und fast farblos ist, unten zu krallenähnlichen Fortsätzen auswächst (Fig. 161, *1*). Die Anheftung wird verstärkt, indem die über dem *Rhizoiden.* Rhizoid gelegene Zelle nach unten in dieses hineinwächst, dasselbe völlig durchdringt und nun auch an das Substrat gelangt. Der Prozeß kann sich wiederholen (Fig. 161, *2*). Bei Urospora wachsen die Verstärkungsrhizoiden nicht im Lumen der primären Haftzelle entlang, sondern in deren Wandung, welche gespalten wird und wohl auch verschleimt.

Kleineren Cladophoren, z. B. REINKE's Cl. pygmaea, genügt die krallenartige Verbreiterung ihrer farblosen Basalzelle zur Festheftung, größere Arten aber verstärken diesen Apparat durch Fäden, welche aus Haupt- und Seitenästen (Fig. 162, *1*, *4*) hervorbrechen und an den älteren Teilen abwärts wachsen. Diese Hyphen (Verstärkungshyphen) pflegen am basalen Ende einer Gliederzelle des Fadens zu entstehen; sie sind meistens dickwandig und zeigen dazu in der Regel einen geschlängelten Verlauf.

Erwähnung verdienen weiter Haftorgane, welche wohl LORENZ zuerst an Aegagropila entdeckte; später haben WITTROCK, MOEBIUS u. a. sie für Pitophora angegeben, eine Gattung, die nur schwer von Cladophora zu

trennen ist. Es handelt sich hier um kürzere oder längere Seitenäste, deren Endzelle sich bei Berührung mit einem festen Körper zu einer „Kralle“ umbildet (Fig. 162, *2*).

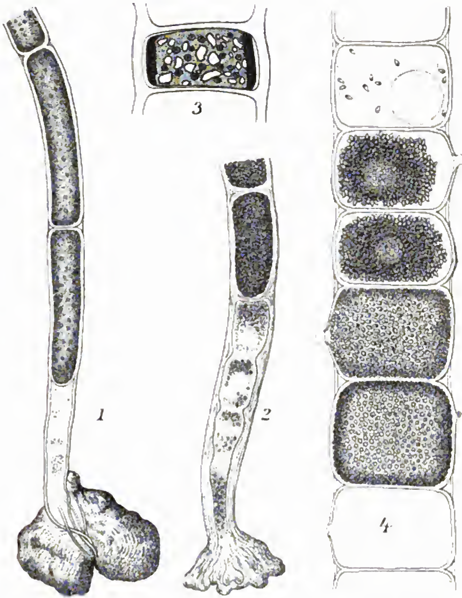


Fig. 161 n. ROSENVINGE u. THURET. *1 Chaetomorpha aerea*, Basalteil einer jungen Pflanze. *2* dieselbe, ältere Pflanze; mehrere Gliederzellen sind sukzessive basalwärts zu Rhizoiden ausgewachsen. *3* Zelle von *Urospora* mit Netzchromatophor. *4 Chaetomorpha aerea*. Stück eines Zoosporen bildenden Fadens.

Für die ungeschlechtliche Fortpflanzung sind in der behandelten Familie mancherlei Vorkehrungen getroffen.

Man kann zunächst von Rhizombildungen reden. Wenn die Hyphen von Acrosiphonia das Substrat berühren, gehen sie häufig Teilungen ein, welche zu einem parenchymatischen Gewebe führen (Fig. 162, *3*), das einer Sohle nicht unähnlich sieht. Cladophora glomerata und Cl. fracta verhalten sich nach GAY ganz ähnlich, doch verzweigen sich hier die fraglichen Gebilde auch noch. In allen diesen Organen häuft sich dann Reservesubstanz an, und wenn die übrigen Teile der Algen in ungünstigen Zeiten absterben, *Akineten usw.*

bleiben die „Rhizome" am Leben. Sie können durch Kalkinkrustationen noch weiter geschützt werden. Unter günstigen Bedingungen tritt aus ihnen eine Anzahl neuer vertikaler Sprosse hervor, welche zu normalen Pflanzen auswachsen (Fig. 162, *4*). GAY weist darauf hin, daß dieser Modus der Überwinterung für viele Cladophoreen der übliche ist; nur einige

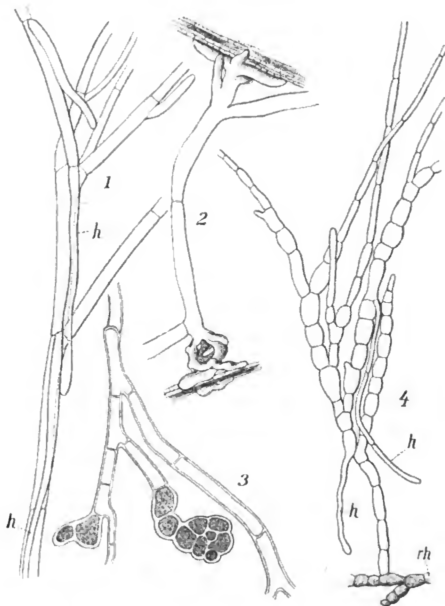


Fig. 162. *Cladophora rupestris*, abwärts wachsende Hyphen *(h)* bildend n. WILLE. *2 Pitophora affinis;* krallenbildende Zweige n. MOEBIUS. *3 Acrosiphonia vernalis;* Hyphen, welche Reservestoff führende Scheiben (Rhizome) bilden n. KJELLMAN. *4 Cladophora glomerata*, keimendes „Rhizom" *(rh)*.

leben anders; so überdauert z. B. Cl. lanosa mit Hilfe von Fäden, welche während des Winters im Gewebe von Polyides und anderen Wirten vegetieren.

Die flottierenden Sprosse von Cladophora-Arten (Cl. fracta u. a.) von Rhizoclonium, Chaetomorpha usw. können aber auch zur Bildung von Dauerorganen herangezogen werden. Es werden in diesen teils einzelne

Zellen, teils ganze Zweige mit Reservestoffen gefüllt, die Kerne wandern in die Mitte jeder Zelle, die Membranen werden derb. Nach der üblichen Ausdrucksweise sind das Akineten, und diese können nach kürzerer oder längerer Ruhe keimen, indem sie direkt zu neuen Zellen auswachsen; doch wird auch angegeben, daß sie Schwärmer bilden; die Sache ist noch nicht ganz zu übersehen, vor allem nicht die Bedingungen, unter denen der eine

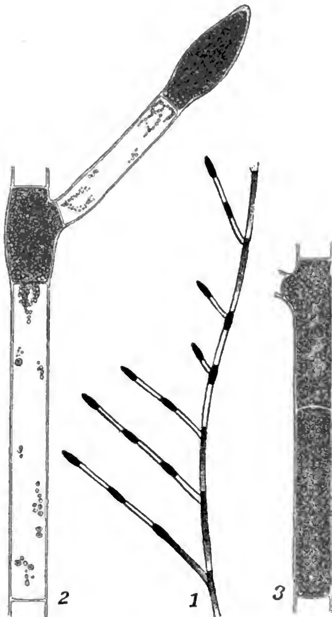


Fig. 163. n. Wittrock. *1 Pitophora kewensis*, Sproßstück. *2* besondere Dauerzellen. *3* Akineten.

oder der andere Keimungsmodus sich abspielt. Über Aegagropila wurde schon oben berichtet. Besonders eigenartig verhält sich nun die Gattung Pitophora, die ihrem Wachstum nach allerdings von Cladophora nur schwer zu trennen sein dürfte. Wittrock hat sie genauer studiert. Die fast nur in den Tropen vorkommenden Formen bilden zunächst Akineten, wie Cladophora (Fig. 163, *3*), und diese keimen, indem sie seitlich

Sprosse treiben, wohl meistens dort, wo schon an der Mutterpflanze ein Ast angelegt war.

Daneben aber entwickelt Pitophora etwas andere Gebilde. Ein großer Teil des Zellinhaltes wandert nach dem Oberende der Gliederzellen und wird dann durch eine Querwand abgegrenzt (Fig. 163, *2*). So resultieren längere inhaltsarme und kürzere inhaltsreichere Zellen, welche den ganzen Sprossen ein seltsames Aussehen verleihen, wenn sie, wie gewöhnlich, in großer Zahl und in regelmäßigen Abständen auftreten (Fig. 163, *1*). In gewissen Fällen begnügen sich die längeren Zellen nicht mit der Abgliederung einer Zelle, es kann vielmehr gelegentlich noch eine zweite, ja ausnahmsweise eine dritte gebildet werden.

Daß auch hier Dauerzellen vorliegen, braucht kaum gesagt zu werden. Auch sie kann man wohl noch Akineten nennen, obwohl ein Vergleich mit den Cysten von Botrydium, Protosiphon usw. sehr nahe liegt.

Die fraglichen Zellen wachsen in der Längsrichtung aus, die durch ihre Stellung an der Mutterpflanze ja gekennzeichnet ist.

Zoosporen. Zoosporen wurden bei Pitophora, Rhizoclonium und wohl auch bei Microdictyon bislang vergebens gesucht. Bei den übrigen Gattungen (Thuret u. a.), z. B. bei Chaetomorpha (Fig. 161), ist jede Thalluszelle dazu befähigt, bei Cladophora (Fig. 157) werden die äußersten Verzweigungen bevorzugt, ebenso bei Anadyomene die kleinen Zellen, welche Zweigenden entsprechen, wie ich mich selbst in Bestätigung der Angaben von Derbès und Solier im September-Oktober bei Neapel überzeugen konnte (vgl. aber auch Bitter).

Die zur Schwärmerbildung führenden inneren Vorgänge finden an anderer Stelle Besprechung. Die Zoosporen treten durch eine meist seitlich liegende, scharf umschriebene Öffnung aus den Behältern aus, die in ihrer Form von anderen Thalluszellen kaum abweichen.

Die Zoosporen haben bei Chaetomorpha (Rosenvinge), Urospora und Cladophora vier Wimpern, nur für Clad. glomerata gibt Strasburger deren zwei an. Ihre Form ist die üblich birnförmige, nur bei Urospora ist das Hinterende spitz ausgezogen, das Vorderende stark verbreitert, der Querschnitt meist vierseitig.

Gameten. Gameten sind für Chaetomorpha durch Rosenvinge, für Cladophora (sericea, arcta) durch Areschoug bekannt geworden. Sie gleichen in Bau und Entstehung den Zoosporen, haben aber nur zwei Geißeln. Größendifferenzen sind nicht vorhanden; Kopulation normal.

Die Zygote von Cladophora keimt sofort, die von Urospora geht in ein Ruhestadium über.

Im übrigen kamen die Sexualvorgänge bei den Cladophoren recht selten zur Beobachtung, gewisse Erscheinungen deuten darauf hin, daß noch manches aufzuklären ist, z. B. die Frage, ob nicht auch Mikrozoosporen vorkommen.

Literatur

s. unter Valoniaceae.

2. Siphonocladiaceae.

Den Typus dieser Gruppe bildet wohl die von SCHMITZ in griechischen Küstengewässern entdeckte Gattung Siphonocladus. Siphonocladus pusillus Hauck (Wilbergi Schmitz) entwickelt in seiner Jugend einen nicht zellulären Schlauch von 1 mm Dicke und 2—3 cm Länge, welcher mit einem reich verzweigten Rhizoidensystem festsitzt. Die Rhizoiden erfahren ab und zu Querteilungen, ziemlich spät erst zerfällt der Sproß in Zellen verschiedener Größe. Die Wände, welche diese herstellen, stehen teils quer, teils schräg (Fig. 164), nicht selten sind diese letzteren gebogen, ja es können sogar durch uhrglasförmige Wände linsenähnliche Zellchen herausgeschnitten werden. Die Endzelle bleibt immer recht groß und zylindrisch. Aus fast allen derart entstandenen Zellen gehen dann Äste hervor, welche bei Siph. pusillus kaum 1,5 cm Länge erreichen, bei Siph. psyttaliensis aber zu sehr langen Fäden heranwachsen und sich dann zu einem Ballen oder Polster verschlingen, das um so dichter wird, als auch die Seitenäste sich wiederholt verzweigen können. Die Seitenzweige entstehen zwar wie bei Cladophora am oberen Ende der Mutterzelle als seitliche Ausstülpungen, werden aber nicht durch eine Zellwand abgegliedert. Gewisse Siphonocladus-Arten können wohl Aegagropila- ähnliche Polster bilden, ich verweise dieserhalb auf SVEDELIUS und auf Angaben von BORNET, die mir nicht zugänglich sind. *Siphonocladus.*

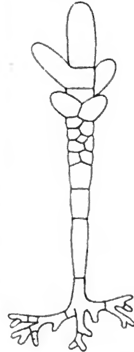


Fig. 164. *Siphonocladus pusillus* n. SCHMITZ.

Neben Siphonocladus muß Chamaedoris annulata ihren Platz finden (vgl. die Abbildung bei WILLE in ENGLER-PRANTL); sie besitzt einen dauernd einzelligen Stamm, an dessen oberen Ende reich verzweigte und gegliederte Fäden sich zu einem teller- oder schalenförmigen Kopf vereinigen.

Auch Apjohnia dürfte sich hier anreihen, vielleicht auch HEYDRICH's Rudicularia.

Die interessanteste Gattung dieser Gruppe aber, die vieles mit Microdictyon und Boodlea gemein hat, ist Struvea, welche bislang nur selten aus australischen, mittelamerikanischen usw. Gewässern in unsere Sammlungen kam. Zum mindesten einzelne Arten dieses Genus kommen in nennenswerter Tiefe (ca. 50 m) vor. *Struvea.*

Junge Struveapflanzen stellen ebenso wie Siphonocladus zunächst nur keulenförmige Stiele dar, welche mit einem reichen Büschel von Rhizoiden im oder am Substrat festgeheftet sind (Fig. 165, *1*). Die Rhizoiden zerfallen in eine größere Zahl von Zellen, während im Stiele keine Wände bemerkt werden. Schon an diesem keulenförmigen Organe sind vielfache, auf Membranstrukturen beruhende Querrunzeln bemerkbar, welche sich später noch vermehren, wenn aus dem Stiel ein häufig einem Blatte täuschend ähnlich sehendes Gebilde hervorgeht (Fig. 165, *2*, *3*). Dieses entsteht dadurch, daß der Stiel sich an seinem Scheitelende verlängert; dabei wird er in dieser Region durch Querwände in regelmäßige Zellen zerlegt, ja es entsteht eine Scheitelzelle, welche weiteres Längenwachstum einleitet. Die Gliederzellen der Hauptachse entsenden dann genau fiederförmig gestellte Seitensprosse und diese verzweigen sich ihrerseits nochmals wieder in

derselben Ebene wie die Muttersprosse (Fig. 165, *2*, *3*). Das ganze Verzweigungssystem aber gewinnt Halt und wird dadurch zu einer einheitlichen Spreite, daß die Zweige letzter Ordnung auf den älteren verankert werden. Aus Fig. 165, *4* ist ersichtlich, daß die Fiederzweiglein kreuzweis übereinander greifen und sich wechselseitig an ihren Abstammungsachsen festlegen.

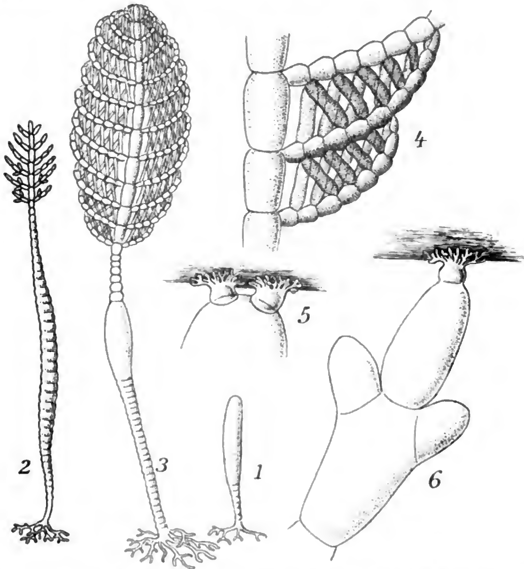


Fig. 165. *Struvea* n. MURRAY u. BOODLE. *1* Stiel, noch „einzellig". *2*, *3* Verzweigung und „Spreiten"-Bildung. *4* Stück einer Spreite, um die übereinander greifenden Fiederäste zu zeigen. *5*, *6* Hafter.

Die Befestigung der Zweiglein erfolgt aber nicht durch einfache „Saugnäpfe" wie bei Microdictyon, sondern (Fig. 165, *5*, *6*) durch ausgeprägte „Krallen". Ein Zweig, welcher einen anderen berührt, gliedert eine bis zwei kurze Zellen ab, und zarte Fortsätze dieser letzteren umwachsen den fremden Ast. Reizwirkungen wird man natürlich auch hier vermuten. Stiel und Hauptstamm der meisten Struvea-Arten sind unverzweigt, Struvea ramosa aber verzweigt sich einige Male vor Bildung der „Spreite".

Die von ARESCHOUG zuerst, später von HAUCK, MURRAY und BOODLE beschriebene Spongocladia stellt reich verzweigte Fäden dar, welche sich mehr oder weniger stark verfilzen. Diese Fäden sind oft auf lange Strecken querwandlos, erinnern im übrigen sehr an Cladophora; deshalb

war man stets geneigt, sie in deren Verwandtschaft zu stellen. Allein die Alge lebt symbiotisch mit einem Schwamm (Halichondria) und dürfte durch diese Lebensweise ziemlich arg entstellt sein. Weber van Bosse behauptet denn auch, daß die Spongocladia eine modifizierte Struvea ist. Man vergleiche den Abschnitt Symbiose.

Über die Fortpflanzung der Siphonocladieen weiß man nur durch Schmitz, daß fast alle Zellen des Siphonocladus pusillus Zoosporen bilden, welche direkt keimen.

3. Valoniaceae.

Durch ihre 1—2 cm hohen und bisweilen fast ebenso breiten blasenartigen „Zellen“, welche mit eigenartigem, etwas irisierendem Glanze bald in scheinbar ungeordneten Klumpen, bald in Form sauberer Palissaden aus den wärmeren Meeren zum Vorschein kommen (Fig. 166), ist die Gattung Valonia längst berühmt geworden. Auf sie möchte ich die Gruppe der Valoniaceen als Unterabteilung der Siphonocladiales beschränken. Eine zusammenfassende Darstellung der Arten gab Agardh, sonst liegt Einheitliches über die Gattung kaum vor.

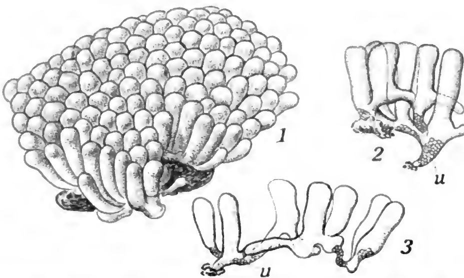


Fig. 166. *Valonia utricularis.* Orig. *1* Polster. *2*, *3* verzweigte Zellen mit pallissadenartigen Enden. *u* durch „Uhrglaswände“ abgeschnittene Randzellen.

Ein Bild ihres Aufbaues gibt zunächst am besten die Fig. 167 nach Schmitz. Vergleichbar dem „Stiel“ der Struvea und Chamaedoris oder dem Stamm von Siphonocladus erhebt sich an typischen und jungen Exemplaren vom Substrat eine keulig-blasige Zelle. Diese führt eine riesige Vakuole und einen relativ dünnen plasmatischen Wandbelag mit vielen, gleichmäßig verteilten Kernen (die sich nach Fairchild mitotisch vermehren) und scheibenförmigen Chromatophoren. Aus der großen Keulenzelle werden dann späterhin durch uhrglasförmige, gekrümmte Wände (Fig. 167) kleinere Zellen von oft verschiedener Größe herausgeschnitten. Der Abtrennung dieser „Randzellen“ geht eine Ansammlung reichlicher Plasmamassen mit Kernen und Chromatophoren voraus.

In den oberen Regionen der primären (Stamm-)Zelle wächst ein großer Teil der Randzellen zu Ästen aus, welche genau die Blasenform der Mutterzelle annehmen und sich wie diese (Fig. 167) wieder verzweigen können, ein anderer bleibt in Ruhe, ist aber befähigt, gelegentlich den Ersatz für verlorene Zweige abzugeben.

In den mittleren Zonen unserer großen Zelle pflegen die bald reichlich, bald spärlicher vorhandenen Randzellen unentwickelt zu bleiben; sie stellen scheinbar einen Schuppenpanzer um die Mutter dar (Fig. 167, *u*).

Unten schließlich werden die Randzellen zu Rhizoiden ausgestaltet, welche korallenartig verzweigt in das Substrat eindringen oder sich mindestens auf diesem festklammern. Die Rhizoiden können durch eine oder mehrere Querwände in kleinere Zellen zerfallen.

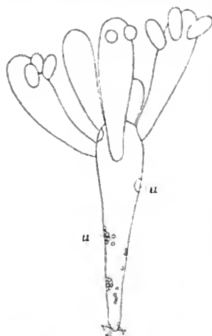


Fig. 167. *Valonia utricularis* n. Schmitz. *u* Randzellen.

Fig. 167 repräsentiert den Typus, die nämliche Spezies kann aber schon, äußerlich wenigstens, ganz anders wachsen. Bei der in Fig. 166 wiedergegebenen Palissadenform werden Randzellen mit Vorliebe in den mittleren oder unteren Regionen der Keulen gebildet und diese sind es dann auch, welche den auf kurze Strecke horizontal kriechenden Sprossen den Ursprung geben.

Valonia macrophysa kann auch in ganz regelrecht gewachsenen Exemplaren dem obigen Typus sehr nahe kommen, gewöhnlich aber schwellen Haupt- und Seitensprosse gleichmäßig kugelig auf und es resultiert ein Konglomerat von Blasen, an welchen der Wachstumsmodus nicht immer leicht zu entziffern ist.

Solchen Arten stehen andere gegenüber, deren Vegetationskörper nur aus einer einzigen großen blasigen Zelle besteht. Diese entspricht natürlich der primären Zelle bei den vorher erwähnten Spezies. Ob Verzweigungen in Form von Randzellen auch nur angedeutet werden, übersehe ich nicht ganz; bei Valonia ovalis, die Murray u. a. wohl mit Unrecht (vgl. Kuckuck) als Halicystis ovalis abtrennen, werden solche nicht erwähnt. Eine der größten Formen dieser Art ist Val. ventricosa Ag.; sie wird nach Agardh etwa zollang.

Als Fortpflanzungsorgane sind Zoosporen bekannt, ein Sexualakt ist nicht beobachtet worden.

Famintzin sah, daß (im April-Mai bei Antibes) in blasigen Zellen von Val. utricularis das Plasma die grobnetzige Anordnung zeigt, die auch für Bryopsis charakteristisch ist (S. 305 Fig. 190, *1*, *g*). Das Plasmanetz wird später in Zoosporenmassen umgebildet, welche durch zahlreiche an verschiedenen Stellen der Membran gebildete Öffnungen ausschlüpfen. Ähnliches sah Kuckuck an Val. macrophysa, dagegen schildert er die Zoosporenbildung bei Val. ovalis etwas anders. Hier bildet sich in den fortpflanzungsfähigen Blasen eine dunkel-, fast schwarzgrüne Ansammlung des Protoplasmas mit seinen Einschlüssen, als ob eine Uhrglaszelle gebildet werden sollte. Diese Plasmamasse wird aber nicht durch eine Zellwand von den übrigen Teilen der Blase abgegliedert; trotzdem zerfällt sie in zahlreiche Schwärmer und diese treten durch kleine Öffnungen der Membran aus, welche sich über

der Schwärmermasse bildeten. Später werden die Öffnungen wieder geschlossen und aus dem in der Blase zurückgebliebenen Plasma können dann wiederholt Zoosporen auf dem gleichen Wege entwickelt werden.

Da FAMINTZIN angibt, daß auch bei Val. utricularis (scheinbar ziemlich viel) Plasma von der Zoosporenbildung ausgeschlossen wird, stehen sich die Prozesse bei den verschiedenen Arten kaum so fern, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, im übrigen wird man das Urteil aussetzen müssen, bis die von KUCKUCK versprochenen ausführlicheren Mitteilungen vorliegen. Die als Zoosporen angesprochenen Schwärmer haben bei der einen Art zwei, bei der anderen vier Geißeln. Sie keimen direkt.

Infolge mechanischer und anderer Eingriffe ballt sich der Inhalt der Valoniazellen zu mehr oder weniger großen Kugeln, welche sich abrunden. Sobald darin nur ein oder einige Kerne vorhanden sind, umgeben sich diese Körper mit Membran und wachsen event. zu neuen Pflanzen aus. WILLE spricht auch hier von einer Aplanosporenbildung. Ich meinerseits glaube, es liegt nur eine Regenerationserscheinung vor. Über solche, die auch in verschiedener anderer Form bei Valonien beobachtet wird, soll in einem besonderen Abschnitte später berichtet werden.

Ebenso wird im allgemeinen Teile des Buches sich Gelegenheit finden, über die Vakuolen, die Kerne usw. nochmals zu reden, ebenso über die Zellenfrage usw.

Literatur.

AGARDH, Till Algernas Systematik VIII. Siphoneae. Lunds Universit. Årsskrifter **23.**

ARESCHOUG, Spongocladia ett nytt algslägte. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1853. **10.** p. 201.

—— Observationes Phycologicae II. Nova acta Upsal. 1874/75. 3. ser. **9,** 1. p. 1.

BERTHOLD, G., Verzweigung von Süßwasseralgen. Nova acta Leopoldina 1877. **40.** p. 153.

—— Verteilung der Algen im Golf von Neapel usw. Mitteil. d. zool. Station 1882.

—— Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

BITTER, G., Zur Morphologie und Physiologie von Microdictyon umbilicatum. Pringsh. Jahrb. 1899. **34.** p. 199.

BORNET in Mission scientifique du Cap Horn 1882/83. 1888. **5.**

BRAND, F., Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von Cladophora. Beih. bot. Zentralbl. 1901. **10.** p. 481—521.

—— Eine bisher noch nicht beschriebene Cladophora. S.-Ber. bot. V. München 1894. Bot. Centralbl. **61.** p. 50.

—— Über drei neue Cladophoraceen aus bayr. Seen. Hedwigia 1895. **34.** p. 222.

—— Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia 1902. **41.** p. 34.

—— Kulturversuche mit zwei Rhizoclonium-Arten. Botan. Zentralbl. 1898. **74.**

CORRENS, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. Beitr. z. Morph. u. Phys. der Pfl.-Zelle v. ZIMMERMANN 1893. **1.** p. 260.

CROSBY, C. M., Observations on Dictyosphaeria. Minnesota Bot. Studies 1903. 3 ser. **1.** p. 61.

DERBÈS et SOLIER, Sur les organes reproducteurs des algues. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3 sér. **14.** p. 261.

FAIRCHILD, D. G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 331.

FAMINTZIN, A., Beitrag zur Kenntnis der Valonia utricularis. Bot. Zeitg. 1860. **18.** p. 341.

GAY, F., Sur la morphologie des Cladophora. Journ. de bot. 1891. **5.** p. 13.

—— Le genre Rhizoclonium. Journ. de bot. 1891. **5.** p. 53.

GRAY, J. E., On Anadyomene and Microdictyon etc. Journ. of bot. 1866. **4.** p. 41.

Harvey, Nereis Boreali-Americana III.

Hauck, F., Cenni sopra alcune alghe dell' oceano indiano. Atti del museo civico di storia nat. di Trieste 1884. **7.** p. 235.

Heydrich, F., Rudicularia, ein neues Genus der Valoniaceen. Flora 1903. **92.** p. 97.

Kjellman, F. R., Zur Organographie und Systematik der Aegagropilen. Nova Act. Reg. soc. Ups. 1898. Ser. 3.

—— Studier ofver Chlorophycéslägtet Acrosiphonia J. Ag. Bih. svensk. Vet. Akad. Handlingar 1893. **18.**

Kuckuck, P., Zur Fortpflanzung von Valonia Gin. (Vorl. Mitt.). Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **20.** p. 355—357.

Lagerheim, G. v., Über die Süßwasserarten der Gattung Chaetomorpha Kütz. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5.** p. 195.

Magnus, P., Über Verzweigungserscheinungen bei den Cladophoren. Berl. Ges. nf. Freunde 1873. Bot. Z. 1873.

Moebius, M., Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Pitophora. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 356.

Montagne, C., Plantes cellulaires in Webb. Hist. nat. des îles Canares 1836/47. **3.** pt. 2.

Murray, G., On Boodlea a new Genus of Siphonocladiaceae. Journ. Linn. Soc. Botany. London 1890. **25.** p. 243.

—— On the structure of Dictyosphaeria Dcne. Phycolog. Memoirs 1892. **1.** p. 16.

—— On Halicystis and Valonia. Phycol. Mem. 1893. **2.** p. 47.

—— and Boodle, L., A structural and systematic account of the genus Struvea. Ann. of Bot. 1888. **2.**

—— —— On the structure of Spongocladia Aresch. Ann. of Bot. 1888. **2.** p. 169.

Nordhausen, M., Über basale Zweigverwachsungen bei Cladophora und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen. Pringsheims Jahrb. 1900. **35.** p. 366—396.

Reinke, J., Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.

Richter, Chaetomorpha Henningsii n. sp. Hedwigia 1893. p. 70, 310.

Rosenvinge, L. K., Om nogle Vaextforhold hos Slaegterne Cladophora og Chaetomorpha.

Schmitz, Fr., Über grüne Algen aus dem Golf von Athen. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Halle. 30. Nov. 1878. Abgedruckt in Bot. Z. 1879. **37.** p. 168.

—— Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879. p. 273.

—— Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Vereins d. Rheinl. u. Westf. 1883. **40.**

Strasburger, Ed., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena 1880.

—— Histologische Beiträge IV u. VI. Jena 1892 ff.

Svedelius, Nils, Algen aus den Ländern der Magellanstraße usw. I. Chlorophyceae. Svenska Exped. till Magellansländerna 1900. **3.** Nr. 8.

Thuret, G., Recherches sur les zoospores des algues. Ann. sc. nat. Bot. 1850. 3. sér. **14.** p. 214.

Weber van Bosse, A., Etudes sur des algues de l'archipel Malaisien. Ann. Buitenz. 1890. **8.** p. 79.

Wille, N., Zellkerne bei Acrosiphonia. S.-Ber. Biologisk Selskab. in Christiania. Bot. Zentralbl. 1900. **81.** p. 238.

Winter, A. W., Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Diss., mitgeteilt von Hugo v. Mohl. Flora 1837.

Wittrock, V. B., On the development and systematic arrangement of the Pithophoraceae. Act. reg. soc. Ups. 1876. 1877 vol. extraord.

4. Dasycladaceae.

Wir unterscheiden:

a. **Dasycladeae:** Sporangien endständig an den Seitenachsen 1. Ordnung, meist kugelig. Dasycladus, Neomeris, Cymopolia;

b. **Triploporelleae:** Die primären Seitenachsen selber stellen das Sporangium dar. Triploporella, Tetraploporella;

c. **Bornetelleae:** Sporangien an den primären Seitenachsen seitenständig. Botryophora, Bornetella;

d. **Acetabularieae:** Sporangien stark verlängert, meist zu Schirmen mehr weniger fest vereinigt, einem charakteristischen Basalstück ansitzend. Halicoryne, Polyphysa, Chalmasia, Acetabularia.

Die Dasycladaceae sind in den wärmeren Meeren fast über den ganzen Erdball verbreitet. Dasycladus clavaeformis und Acetabularia gehören dem Mittelmeer in erster Linie an. Cymopolia wächst an den Kanaren und im mexikanischen Golf, Neomeris findet sich in Madagaskar und Westindien, Bornetella in Australien usw.

Dasycladus und Acetabularia wachsen bei Neapel und ähnlich auch wohl an anderen Orten in ruhigen Buchten, meist in geringer Tiefe (bis zu wenigen Metern), nur gelegentlich steigen sie weiter hinab. Sie bewohnen feste und lose liegende Steine in dichten Herden (Fig. 168). Die schwach verkalkte Neomeris dumetosa scheint ähnliche Standorte zu haben, dagegen sind wohl Neomeris annulata (stark verkalkt) und Cymopolia barbata auf Korallenriffen oder an Felsen mehr den Wogen und dem Wechsel der Gezeiten ausgesetzt. Sie sind auch derber gebaut als die übrigen, welche Brandung kaum aushalten würden, z. B. Acetabularia mediterranea wird man sich in den Wellen kaum vorstellen können.

Schon die Verkalkung vieler Teile läßt die Dasycladeen für eine Aufbewahrung im fossilen Zustande prädestiniert erscheinen. Dazu kommt, daß diese sehr gesellig wachsenden Pflanzen, event. in größerer Zahl losgerissen, am flachen Strande zusammengespült werden konnten und nun durch Kalkmassen im großen verkittet wurden. Tatsächlich gibt es ja eine Anzahl von Gesteinen, welche fast nur aus Dasycladeenresten bestehen, Einzelheiten hierüber sehe man bei SOLMS, SEWARD, STEINMANN u. a. nach.

Während unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungserscheinungen der Dasycladaceen noch nicht übermäßig befriedigende sind, haben uns die Arbeiten von AGARDH, CRAMER, CHURCH, NÄGELI, DE BARY, SOLMS, STEINMANN und WORONIN Aufschlüsse über den vegetativen Aufbau verschafft, die eine wesentliche Lücke kaum noch erkennen lassen.

Die Zellen der Dasycladaceen dürften ungefähr so gebaut sein wie diejenigen der Siphonocladiaceen. Genauere Angaben über Kerne, Chromatophoren usw. fehlen indes. LEITGEB hat im Inhalte der Vakuolen Inulin nachgewiesen (darüber siehe an anderem Orte). Dasycladus clavaeformis entläßt bei Verwundung einen gelben bis braunen Farbstoff, welcher meergrün fluoresziert. Die Lösung, welche ihn enthält, gibt mit Eisenchlorid eine starke Reaktion. Demnach ist „Gerbsäure“ sicher vorhanden (vgl. NOLL), ob in Verbindung mit dem Farbstoff oder isoliert, läßt sich natürlich nicht sagen. Der Gerbstoff dürfte Schutzmittel sein — ich sah niemals Tierfraß an den Dasycladen.

a. Dasycladeae.

Dasycladus. Dasycladus clavaeformis (Fig. 168) besitzt den in Fig. 169, *1* u. *2* wiedergegebenen Habitus. Die unverzweigte, bis 5 cm lange Hauptachse (Stamm) endigt basalwärts mit reich verzweigten Rhizoiden, welche nicht durch Querwände abgegliedert sind. Über diesen bleibt ein kurzes Stück derselben astfrei (Fig. 169, *1*, *2*) und nun folgt in Etagen übereinander eine große Zahl von Wirtelästen, deren sparrige Verzweigungen derart ineinander greifen, daß äußerlich das Aussehen eines wurmförmigen Schwammes oder einer Bürste resultiert.

Die Zahl der primären Äste mag in einem Wirtel jeweils 10—15 betragen. Die Wirtel alternieren miteinander und NOLL macht mit Rücksicht auf SCHWENDENER's Blattstellungslehre darauf aufmerksam, daß die sukzessiven Quirle an dem konisch gerundeten Scheitel der Stammzelle ohne Kontakt entstehen.



Fig. 168. *Dasycladus clavaeformis.* Kolonie von Pflänzchen auf einem alten Ziegel von Pozzuoli. Orig.

Die primären Wirteläste verzweigen sich ihrerseits (Fig. 169, *3*) wiederum (meist dreimal) wirtelig. Gewöhnlich kommen je vier Glieder zum Vorschein. Die letzten Glieder sind kurz, sie enden mit einer ziemlich scharfen Spitze.

Der Stamm weist keine Querwände auf, dagegen sind alle Quirläste gegen ihn, wie gegeneinander durch Zellwände abgegrenzt (Fig. 169, *3*).

Die Membranen der Wirtelastzellen sind schon ziemlich dick, ganz auffallend ist aber die Wandverdickung an der Hauptachse. Auf dem Querschnitt erscheinen starke und regelmäßige Schichtungen (*m* Fig. 169, *4*), und NÄGELI, der wohl zuerst den Aufbau unserer Pflanze richtig wiedergab, weist eine beachtenswerte Kalkeinlagerung in die äußersten Wandlagen nach (*k* Fig. 169, *4*). Anders ausgedrückt, ist ein Kalkmantel vorhanden; dieser aber ist an den Stellen unterbrochen, an welchen Quirläste der Hauptachse inseriert sind. An solchen Stellen kommt es dann zur Ausbildung von besonderen Tüpfeln. Es handelt sich gleichsam um umgekehrte Hoftüpfel. Von dem Innenraum der großen axilen Zelle führt ein Kanal trichterig gegen die Schließhaut (bei *t* Fig. 169, *3*), und von dieser aus findet ebenfalls nach auswärts eine Erweiterung des Tüpfelkanales statt (gegen *w'* Fig. 169, *4*).

Gelangt die Pflanze, deren vegetativen Bau wir soeben schilderten, zur Reife, so wölbt sich die Spitze eines primären Seitenastes vor, schwillt weiterhin zu einer Kugel von bedeutender Größe (Fig. 169, *3 g*) an und gliedert sich schließlich durch eine Querwand ab. Alle Baustoffe, zum Teil auch die Chromatophoren und Kerne sind vorher aus Haupt- und Nebenästen in die Kugeln ausgewandert, deshalb erscheinen diese intensiv grün, alles übrige sieht gelbgrau, fahl aus. Jetzt sieht man auch leicht (Fig. 169, *2*), daß $^1/_3$—$^1/_2$ der Quirle unten steril bleibt. Die Kugeln sind Gametangien; das zeigen wir unten.

Betrachtet man mit Cramer den Scheitel einer Neomerispflanze (Fig 170, *1*, bei *a*), so ist hier der Bau fast genau derselbe wie bei Dasycladus; auch der Habitus ist ähnlich wurmförmig, nur sind die Thallome durch Kalk hart. Wir finden mehrfache Wirtelverzweigung, es fällt aber schon auf, daß die Quirläste zweiter Ordnung etwas keulig geschwollen sind. Diese Schwellung nimmt an älteren Teilen zu, während die äußeren Haarverzweigungen abfallen, und bald resultieren (bei *b*, Fig. 170, *1*) kopfige *Neomeris.*

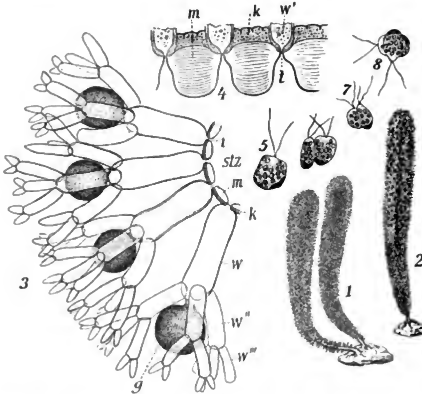


Fig. 169. *Dasycladus clavaeformis.* *1*, *2* Habitusbilder steriler und fertiler Pflanzen. (Nat. Größe). *3* Stück eines Zweigwirtels. *stz* Stammzelle. *w*, *w''*, *w'''* Wirteläste verschiedener Ordnung. *g* Gametangium. *4* Querschnitt durch die Wand der Stammzelle. *w'* Wirtelast 1. Ordnung. *m* und *k* Wandung innen *(m)* aus Zellulose, außen *(k)* aus Kalk bestehend. *t* Tüpfelkanal. *5—8* Gameten und deren Kopulation. *4* n. Nägeli, das Übrige Orig.

Erweiterungen, Blasen, welche sich vermöge ihres Turgors scharf aneinander pressen und gegeneinander abflachen. So resultiert ein Scheinparenchym, das von der Fläche betrachtet aus sehr regelmäßigen, sechsseitigen Zellen zusammengesetzt erscheint. Man redet hier ganz zweckmäßig von Facetten. Daß sich in diesen letzteren das Chlorophyll sammelt, ist fast selbstverständlich.

Den Zusammenhang von Neomeris mit Dasycladus bestätigen auch die Befunde von Church an Keimpflanzen der ersteren. An solchen erscheinen zuerst weit entfernte Quirle dünner, verzweigter Äste, dann, an etwas älteren Stufen, schwellen die Zweige erster Ordnung blasig an und können sich sogar unregelmäßig aneinander legen. Später werden die Blasen von Ästen zweiter Ordnung gebildet und endlich, wenn dies geschehen, kann die Bildung von Gametangien erfolgen, welche äußerlich denen von Dasycladus gleichen (Fig. 170, *2*) und wie diese als Ausstülpungen auf dem Scheitel der Zweige erster Ordnung entstehen. Auch hier bleibt die untere Hälfte der Pflanze steril und die alleruntersten Quirle erscheinen meist rudimentär.

Neomeris weist nun aber eine charakteristische Verkalkung an ver-

schiedenen Stellen auf. Zunächst bildet sich rings um das Ganze ein äußerer Kalkmantel, indem sich unmittelbar an den Facetten (*f* Fig. 170, *2*) Kalk (*k'*) ablagert. Die nach außen gekehrten Facettenwände bleiben frei, die Kalkkruste bildet sich an den einwärts gekehrten Blasenteilen (*k'*). So wird die Assimilation in den peripheren Blasen nicht gehemmt, andererseits aber eine zusammenhängende Kalklage von mäßiger Dicke geschaffen, welche nur die Facettenstiele passieren. Letztere bleiben kalkfrei, dagegen werden wieder die primären Astglieder (*k'''* Fig. 170, *2*) röhrig umhüllt und ganz besonders starke Kalkmäntel pflegen die Gametangien zu erhalten (*k''*). Die Ablagerungen an jenen Stellen gehen, nicht bei Neomeris annulata, wohl aber bei anderen Arten, so weit, daß alle Gametangien, welche dem gleichen Quirl angehören, durch Kalkmassen seitlich verkittet werden. Sie erscheinen so zu einem Ringe vereinigt, und dieser wird frei nach dem Absterben der Pflanze und der Zerstörung der unverkalkten Membranen. Auf

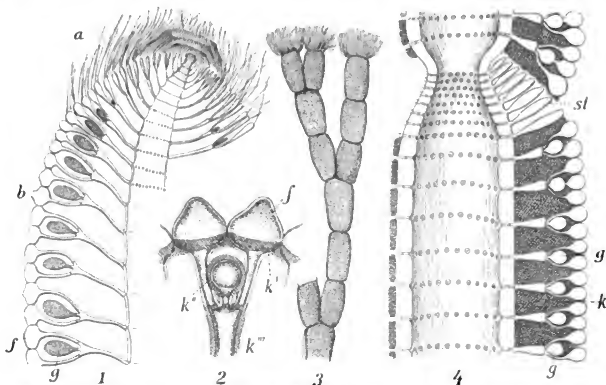


Fig. 170. *Neomeris Kelleri;* Oberende der Pflanze n. CRAMER. *2 Neomeris dumetosa;* partiell verkalkter Wirtelast n. CHURCH. *3 Cymopolia barbata.* Orig. (etwas vergrößert). *4* dieselbe im Längsschnitt n. SOLMS. *f* Facetten. *k* verkalkte Teile. *g* Gametangien. *st* sterile Äste.

Grund derselben Prozesse wird natürlich auch der äußere Kalkmantel (*k'*) isoliert, ebenso die weiter innen gelegenen Inkrustationen. Welche Form diesen dann zukommen muß, lehrt eine einfache Überlegung.

Das besondere Verhalten von Neomeris annulata zeigt schon, daß die Inkrustationen für jede Spezies etwas verschieden ausfallen, besonders zu beschreiben brauchen wir das indes nicht, nur auf die eigenartigen „Mantelbildungen“, welche CRAMER am Neomerisscheitel beschreibt, sei noch hingewiesen. Es handelt sich bei diesen zunächst um Schleimkappen, welche sich vom Scheitel der wachsenden Sprosse periodisch abheben. Ein Teil dieser Kappen (der untere) verkalkt.

Cymopolia Cymopolia (Fig. 170, *3*, *4*) gleicht in ihren Jugendstadien der Neomeris, zeichnet sich aber im Alter durch einen gegabelten Hauptstamm und durch Gliederung der verkalkten Sprosse aus.

Der Aufbau der Einzelglieder harmoniert mit demjenigen von Neomeris, nur die Verkalkung ist eine andere. Alle Seitenglieder erster und zweiter Ordnung bilden zwischen sich (durch Membranverschleimung?) eine zusammenhängende Gallertmasse. In diese wird Kalk eingelagert und so erscheinen alle Seitenzweige vom Stamme her bis an die Spitzen in einen dicken Kalkmantel eingehüllt, aus welchem nur die Scheitel der Facettenblasen herausragen (Fig. 170, *3*). Nach dem Absterben und Wegfaulen der organischen Teile resultieren dann isolierte Kalkzylinderchen, welche von Poren annähernd senkrecht zur Oberfläche durchsetzt sind. Die Anordnung der Poren läßt noch deutlich die Stellung der Wirteläste erkennen.

Die Gliederung der Cymopoliasprosse resultiert aus einer periodischen Reduktion von Wirtelästen. Nach Ausbildung einer größeren Zahl fertiler Sprößchen erscheinen sterile (*st* Fig. 170, *4*) Zweiglein. Diese verkalken nicht und dadurch entstehen in Verbindung mit einer lokalen Verengerung der Hauptachse die Gelenke, welche der Pflanze im Wasser die fast unerläßliche Beweglichkeit sichern.

Zu gewissen Zeiten sind die Scheitel der jüngsten Cymopoliaglieder gekrönt von einem Schopf langer, grüner Fäden (Fig. 170, *3*). Diese dienen offenbar der Assimilation, im übrigen stellen sie nichts anderes dar als die Enden der sterilen Wirtel (*st* Fig. 170, *4*), welche den Abschluß eines Gliedes bilden. Wenn letztere infolge der Neubildung eines Gliedes zwischen die verkalkten Massen eingeklemmt werden, gehen ihre grünen Haarspitzen verloren.

Cymopolien und Neomeris-Arten als solche kommen im fossilen Zustande vor; dazu wird noch eine Anzahl Genera gefunden, welche sich hier mehr oder weniger leicht anschließen dürften. Sie hier zu behandeln, fehlt es an Platz und hinreichender Kenntnis meinerseits. Ich verweise auf Solms, Seward, Steinmann u. a.

b. Triploporelleae.

Vom botanischen Standpunkt aus scheint mir unter allen fossilen Dasycladaceen Steinmann's Triploporella das meiste Interesse zu bieten (Fig. 171). Hauptstamm und Verzweigung dieser Alge gleichen im wesentlichen dem, was von Dasycladus bekannt ist, noch mehr erinnern sie vielleicht an gewisse Keimungsstadien von Neomeris (S. 275). Die Seitenachsen erster Ordnung nämlich sind es, welche ihrer ganzen Länge nach, wenigstens in den oberen Regionen der Pflanze, schlauchartig anschwellen, sich berühren und gegeneinander abflachen, sodaß ein zapfenähnliches Gebilde entsteht; die Glieder höherer Ordnung waren wohl zart und hinfällig, ähnlich wie bei Neomeriskeimlingen. Sie waren mutmaßlich unverkalkt, während die übrigen Teile inkrustiert gewesen zu sein scheinen.

Die schlauchigen Seitenglieder produzieren dann in ihrem Innern ziemlich große kugelige Gebilde, die wegen ihrer Unbeweglichkeit gewöhnlich als Sporen bezeichnet werden, und demgemäß spricht man auch in der Regel von Sporangien als den Behältern, welche die Sporen bilden. Aus Gründen, die weiter unten angegeben werden sollen, reden wir hier überall von Cysten statt von Sporen und von Gametangien statt von Sporangien.

c. Bornetelleae.

Die unverkalkte Gattung Botryophora, welche man einst zu Dasycladus rechnete, wurde von dem letzteren abgetrennt, weil sie zwar den *Botryophora.*

gleichen Wuchs wie dieser, aber anders orientierte Gametangien besitzt. Diese treten zu zwei bis vier am Oberende der primären und sekundären Seitensprosse auf (Fig. 172a), dürfen aber nicht als modifizierte Wirtelzweige betrachtet werden; sie sind „additionelle" Bildungen, will sagen, Organe sui generis.

Man hätte kaum nötig gehabt, die beiden genannten Genera zu trennen, *Bornetella.* wenn Botryophora nicht den Übergang zur Bornetella lieferte (Fig. 172) (Cramer, Solms). Auch bei dieser tragen die primären Wirteläste die kugeligen Gametangien seitlich, meist in größerer Zahl unregelmäßig angeordnet. Die Gametangien enthalten ziemlich große Cysten in mäßiger Zahl (Fig. 172, *3*).

Wie bei Neomeris schließen auch bei Bornetella die Äste zweiter Ordnung zu einer Facettenrinde zusammen; während aber bei ersterer der Zusammenschluß der Äste über

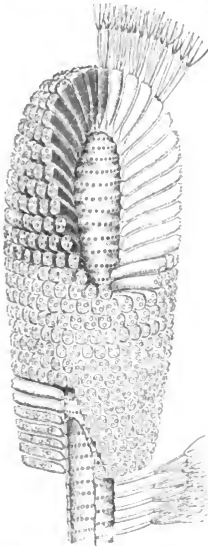


Fig. 171 n. Steinmann. Rekonstruktion der entkalkten *Triploporella.*

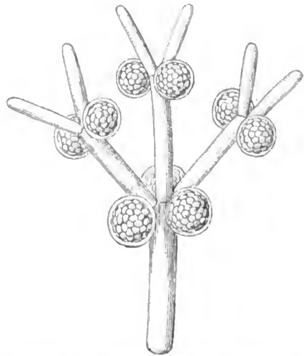


Fig. 172a n. Cramer. Wirtelast von *Botryophora* mit Gametangien.

dem Ende des Hauptsprosses ausbleibt, vereinigen sich bei Bornetella die Wirteläste auch über dem Scheitel zu einer dichten und ziemlich festen Decke (Fig. 172). Diese Decke wird, wie der ganze aus Facetten gebildete Mantel, durch Kalkeinlagerungen ausgesteift, welche zwar ungefähr die Lage haben wie der äußere Kalkmantel von Neomeris, aber doch ganz anders entstehen. Die Facettenschläuche nämlich erhalten in ihren radial gerichteten Wänden einen auffallenden Verdickungsring, welcher weit in das Lumen der Zellen hineinragt und stark geschichtet erscheint (Fig. 172, *2 kr*). Er besteht wohl aus zelluloseähnlicher Substanz, gibt aber keine Färbung mit Chlorzinkjod usw. Die Verdickungsringe benachbarter Facettenschläuche entsprechen sich genau, und wenn sie nun alle gleichmäßig verkalken, entsteht ein höchst regelmäßiges Gitterwerk, das wohl als

Schutz und Aussteifung des Ganzen zu dienen vermag. Auch sonst sind noch eigenartige Membranstrukturen zu verzeichnen, bezüglich derer ich auf SOLMS verweise.

d. Acetabularieae.

Die fertilen Quirle der Dasycladeen und Bornetelleen folgen in großer Zahl und in ununterbrochener Reihenfolge aufeinander, sterile gehen ihnen event. vorauf, können auch einmal (Cymopolia) in geringer Zahl eingeschaltet sein; das wird bei der ganzen Gruppe der Acetabularieen anders; hier wechseln bei den Anfangsgliedern der Reihe (Halicoryne) sterile und fertile Wirtel rasch miteinander und bei den Endgliedern wird gar nur ein einziger fertiler Quirl in ganz charakteristischer Weise herausgebildet.

Halicoryne (Fig. 173, *1*) stellen wir mit SOLMS an den Anfang. An der abwechselnd erweiterten und verengten Hauptachse lösen sich sterile und fertile Quirle regelmäßig ab. Die acht Glieder des sterilen Wirtels (*stw*) besitzen eine relativ lange Basalzelle, welche auf ihrem Scheitel normale Haardolden trägt. *Halicoryne.*

Die fertilen Wirtel (*fw* Fig. 173, *1*) sind 16zählig. Jedes Glied desselben besitzt ein großes schotenförmiges Gametangium (*g*), getragen von einer basalen Zelle, die meist erst kurz vor der definitiven Ausgestaltung des Gametangiums durch eine Querwand von diesem abgetrennt wird. Die Basalzelle führt auf ihrer Oberseite Äste, welche denen der sterilen Wirtel entsprechen. CRAMER sah solche gut entwickelt, SOLMS fand sie reduziert.

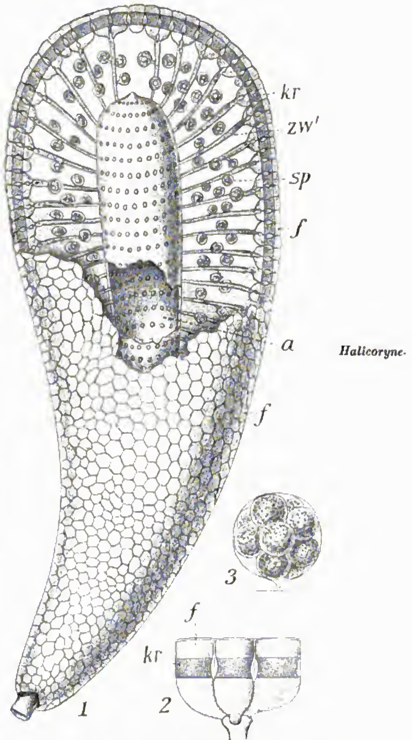


Fig. 172. *Bornetella* n. SOLMS u. CRAMER. *1* ganze Pflanze; teils von außen, teils von innen gesehen. *a* Achse. *zw'* Zweige 1. Ordn. *f* Facettenschläuche. *kr* Kalkring darin. *sp* „Sporangien". *2* Facettenschläuche (*f*) isoliert. *kr* Kalkring. *3* Sporangium resp. Gametangium.

An Halicoryne schließt sich Polyphysa an, welche Graf SOLMS neuerdings als Untergattung zu Acetabularia gezogen hat. An dem bekannten vertikalen Stamm entwickeln sich zu unterst sterile Haarquirle in nennenswerter Zahl, dann aber schließt der Stamm ab mit einem Quirl von zirka zwölf sackartig aufgeblasenen Gametangien. Gelegentlich kommen *Polyphysa.*

mehrere fertile Quirle übereinander vor (Fig. 173, *5*). Die Gametangien tragen an ihrer Basis eine mehr oder weniger starke, nach oben gerichtete Ausstülpung (Fig. 173, *5 c*), welche Haare oder doch mindestens entsprechende Körper bald in geringerer, bald in größerer Zahl trägt. Wir nennen diese Gebilde mit SOLMS Korona. Das Krönchen ist bei der in unserer Figur wiedergegebenen Spezies nur durch eine Einschnürung vom Sporangium getrennt, bei anderen Arten der Polyphysagruppe tritt statt deren eine Zellwand auf.

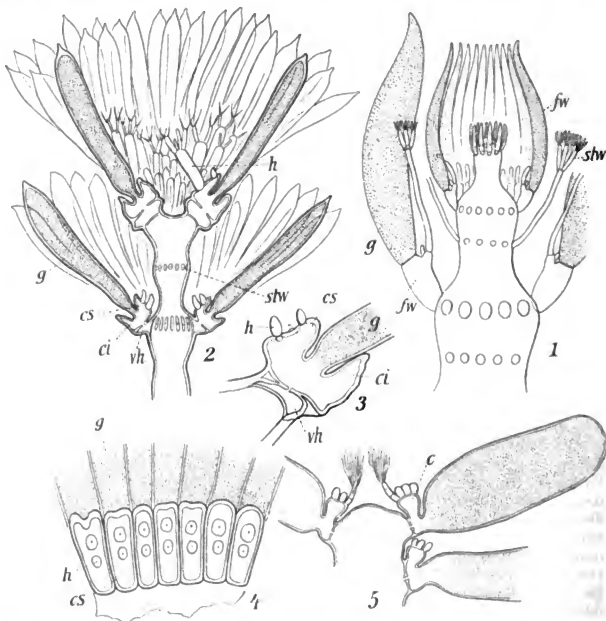


Fig. 173 n. GRAF SOLMS u. CRAMER. *1 Halicoryne;* oberer Teil des Sprosses. *2 Acetabularia crenulata;* desgl. *3* dieselbe; Basalstück eines fertilen Wirtelzweiges. *4* dieselbe; Stück des Scheitels resp. Schirmes von oben gesehen. *5 Acetabularia (Polyphysa) Moebii;* Oberende des Sprosses. *g* Gametangien. *cs* Corona superior. *ci* Corona inferior. *stw* sterile Wirtel. *fw* fertile Wirtel. *h* „Haare". *vh* Vorhof.

Die Gametangien der Polyphysa-Arten sind, das versteht sich nach dem Gesagten fast von selbst, in der Jugend stets frei und unabhängig voneinander. Bei Pol. Penicnlus bleibt dieser Zustand auch dauernd erhalten, bei anderen Arten aber werden die fertilen Wirtelstrahlen durch

reichliche Kalkausscheidungen zu einer Scheibe verkittet; das erinnert an die Gametangienringe von Neomeris.

An Stelle solcher anorganischen Verkittung tritt nun bei der Gattung Acetabularia (im engeren Sinn) eine organische Verkettung der fertilen Strahlen zu einem Schirm. Dieselbe ist noch unvollständig in der von Solms als Sect. Acetabuloides bezeichneten Artengruppe, in welcher mir Acet. crenulata die interessanteste zu sein scheint. Sie erinnert nämlich durch ihre sterilen Zweigwirtel (*stw* Fig. 173, *2*), welche zwischen die fertilen eingeschaltet sind, an Halicoryne; ein Unterschied aber von allen bislang erwähnten Formen besteht darin, daß die fertilen Strahlen, wenigstens an ihrer Basis, wie schon oben angedeutet, wirklich verwachsen sind. Das Krönchen (Korona) ist stark entwickelt, es läßt eine Unterscheidung in Corona superior (*cs* Fig. 173, *2* u. 3) und Cor. inferior (*ci*) zu. Die Oberkrone trägt in dem obersten fertilen Wirtel reichverzweigte Astbüschel (Haare, *h*), in den unteren nur Rudimente derselben (Fig. 173, *2*). *Acetabularia.*

Beide Coronae greifen auf die Basis des Gametangiums hinüber, sodaß dieses in die ersteren gleichsam eingeklemmt erscheint (Fig. 173, *3*). Betrachtet man nun einen fertilen Wirtel von oben (Fig. 173, *4*), so gewährt das Oberkrönchen den Eindruck eines Zellenkranzes (*cs* Fig. 173, *4*), welcher den Gametangien (*g*) aufliegt. Auf ihm erkennt man die Narben der Haare (*h*).

Eine kleine Besonderheit sind noch die Vorhöfe (*vh* Fig. 173, *2*, *3*) oder Vestibula. Dort nämlich, wo die Achse die fertilen Wirtel entsendet, wölbt sich ihre Wand nach auswärts vor, sie bildet Aussackungen, die an Zahl genau derjenigen der zu bildenden Wirteläste entsprechen. Die Aussackungen werden durch Membranfalten oder durch normale Zellwände (Fig. 173, *3*) vom Hohlraume des Stammes gesondert.

Schon in der Sect. Acetabuloides sind Formen vorhanden, welche normalerweise nur einen fertilen Wirtel am Stamme bilden. Das ist auch die Regel in der Sect. Acetabulum, deren Vertreter die bekannte Acet. mediterranea ist (Fig. 174). Sie bildet das scharf ausgeprägte Endglied der Entwickelungsreihe, die wir hier behandeln. Auf langen, kahlen Stielen erheben sich Scheibchen mit strahlig angeordneten Fächern — Ombrelli nennen sie die Neapolitaner Fischer. An den völlig ausgewachsenen Exemplaren sind „Haare“ usw. kaum sichtbar, und auf den ersten Blick wird man über die Ableitung dieser Form von den vorerwähnten nicht im Reinen sein. Das Studium der Entwickelungsgeschichte freilich zeigt Schritt für Schritt den Zusammenhang.

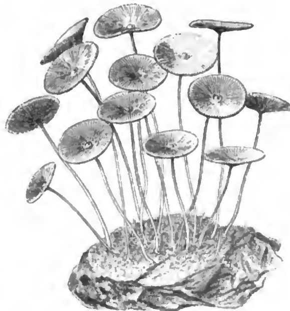


Fig. 174. *Acetabularia mediterranea.* Orig.

Halten wir uns an Fig. 175, *1*, so sehen wir, daß die Hauptachse („Stiel“) zunächst einen sterilen Astwirtel bildet; diesem folgt die Anlage des fertilen. Letztere entwickelt zunächst wieder Haartriebe (in Fig. 175, *2*, *3*, fälschlich mit *stw* bezeichnet) und an deren Basis den Gametangienschirm, der ziemlich rasch heran-

wächst, während der sterile Wirtel schwindet. Der Schirm erscheint hier von Jugend auf als ein einheitliches Gebilde, als ein Ringwall, in welchem die radialen Wände resp. Kammern deutlich den Ursprung des Ganzen verraten. Die Coronae sorgen für weitere Orientierung, natürlich trägt auch hier die obere die Haare (resp. deren Narben), die wir schon als oberen Wirtel erwähnten. Wie der Schirm, so treten aber auch die Coronae von Anfang an als einheitliche Ringe in die Erscheinung; eine getrennte Anlage der einzelnen Stücke wie bei Acet. crenulata ist nicht mehr nachweisbar.

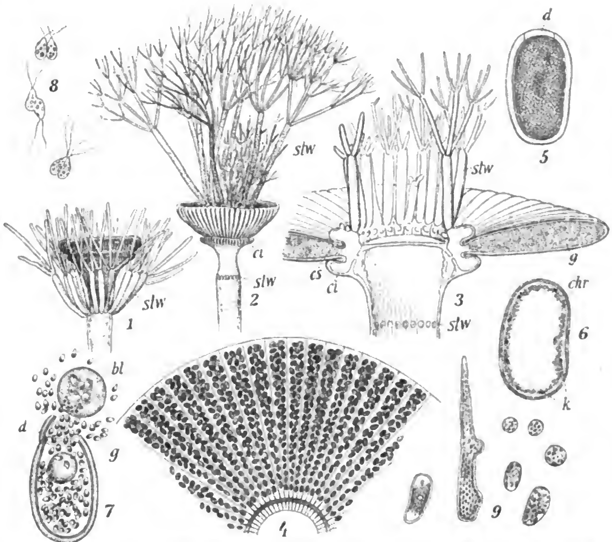


Fig. 175. *Acetabularia mediterranea.* *1, 2* jugendliche Schirme. Orig. *3* Schema des Sprossaufbaues z. T. n. Nägeli. *cs* Corona superior. *ci* Corona inferior. *g* Gametangien. *stw* (unten) sterile Wirtel. *4* Schirm von der Fläche mit Cysten. Orig. *5—7* Cysten (de Bary und Präp. Gruber). *d* Deckel. *chr* Chromatophoren. *k* Kerne. *g* Schwärmer (Gameten). *bl* „Blase" (Vakuole). *8* kopulierende Gameten n. Strasburger. *9* keimende Zygoten n. de Bary.

In den einzelnen Strahlen des Schirmes, deren jeder nach dem Gesagten einem Gametangium entspricht, entwickeln sich bei Acet. mediterranea zahlreiche Cysten (Fig. 175, *4*); ähnliches erfolgt bei allen anderen Acetabularien, bei Polyphysa usw.

Bei den niedriger stehenden Acetabularien werden häufig, wie wir sahen, die zunächst isolierten Schirmstrahlen durch Kalk verkittet, bei den höheren verkalken alle Außenmembranen (die der Cysten nicht), sie erscheinen deshalb im trockenen Zustande fast weiß; besonderes Interesse aber hat die Gattung

Acicularia, welche im wesentlichen wie Acetabularia aufgebaut ist (s. Howe). Hier füllt erst Schleim, später eine dichte Kalkmasse alle Räume zwischen den Cysten. Diese bleiben nur dort kalkfrei, wo sie die Wandung des Gametangiums berühren. Wenn dann diese letztere zugrunde geht, resultieren keilförmig-spindelige Spiculae, aus welchen die Sporen seitlich hervorschauen.

Wir kennen in Acic. Schenckii Möb. eine lebende Form, daneben einige fossile Arten, deren Spiculae gelegentlich massenhaft im Gestein, z. B. im oberen Miozän, auftreten.

Schon oben wurde gezeigt, daß Bornetellen, Dasycladeen und Triploporellen leicht in Zusammenhang zu bringen sind, und wenn nun auch aus unseren bisherigen Angaben ohne Schwierigkeit ersichtlich ist, daß die Acetabularien sich unweigerlich von vertizillierten Formen mit gleichmäßiger Zweigbildung herleiten, so sind die Meinungen doch darüber verschieden, welche Teile der einzelnen Wirtelglieder nun aufeinander zu beziehen sind. Am plausibelsten scheint mir die von Solms vertretene Auffassung. Nach dieser schließen die Acetabularien zunächst an Bornetellen an und zwar an solche, welche ein Sporangium an jedem primären Wirtelast tragen. Dieses stand zunächst seitlich, nach unten gekehrt; in dem Maße aber, als sich die Sporangien zu langen schlauch- oder schotenartigen Organen veränderten, nahmen sie radiäre Stellung ein und traten an Stelle der primären Seitenachsen, welch letztere reduziert und mit ihrer Spitze nach oben geschoben wurden. Aus dem Verhalten der Polyphysa sowohl als auch der Halicoryne scheint mir das genügend hervorzugehen (vgl. Fig. 173). Die Corona superior ist danach eine primäre, die Corona inferior dagegen muß als eine sekundäre Bildung betrachtet werden. Church hat einige Bedenken gegen die Solms'sche Auffassung erhoben und ebenso Steinmann. Besonders letzterer suchte zeitweilig wieder der älteren Auffassung, die auch aus Cramer's Arbeiten hindurchleuchtet, Geltung zu verschaffen, nach welcher die Sporangien der Acetabularien primäre Seitenachsen sind. Die Konsequenz davon ist dann die Annahme, daß die Krönchen mit ihren Haaren Neubildungen sind oder aber Seitenachsen zweiter Ordnung, welche verrutschten.

Auf eine weitere Diskussion dessen, was zutrifft, brauche ich mich nicht einzulassen, die Solms'sche Auffassung leuchtet so ein, daß auch Steinmann neuerdings seinen Widerspruch zurückgezogen hat.

Dazu kommt noch eine entwickelungsgeschichtliche Bestätigung durch Howe. Dieser Autor gibt für Acicularia als Entstehungsfolge: Corona superior mit Anlage der Haare, dann Gametangium, endlich Corona inferior. Die Corona superior tritt auf in Form getrennter Höcker; auf deren Scheiteln entstehen die Haaranlagen, die Gametangien entsprossen den Höckern seitlich. Damit scheint mir die Sache endgültig erledigt zu sein.

Schon aus der Vergleichung der erwachsenen Formen ließ sich der Zusammenhang der Acetabularien mit den Dasycladeen sicher demonstrieren. Bestätigt wird das alles aber durch die überraschende Übereinstimmung der Jugendformen. In de Bary's Kulturen wuchsen die Zygoten (s. unten) der Acetabularia im ersten Jahre zu unverzweigten, bis 2 cm langen Borsten heran, im zweiten Jahre bildeten diese Stämme am Scheitel Seitenzweige in Wirtelstellung. Diesem Wirtel folgten mehrere weitere, bis die Hüte sich noch im gleichen Jahre entwickelten. Mit de Bary's Zeichnungen gewisser Stadien der Acetabularia stimmt die in Fig. 176, *1* nach Solms reproduzierte Keimpflanze von Polyphysa fast auf ein Haar überein, und da bereits oben hervorgehoben wurde, daß die Jugendformen von Neomeris mit Dasycladusformen übereinstimmen, dürfte auch in dieser Richtung kein Zweifel mehr obwalten.

Fig. 176 gibt nun ein Organ wieder, das DE BARY zuerst für Acetabularia beschrieb, dies ist die sog. Basalblase, physiologisch geredet ein Rhizom, mit dessen Hilfe die Pflanze überwintert. Die jungen Keimlinge dringen an ihren Standorten im Freien (in der Kultur wurde davon nichts bemerkt) mit ihren basalen Teilen in das Substrat ein. Mäßig hartes Gestein wird dabei partiell gelöst, doch auch vorhandene Hohlräume dürften benutzt werden. Die eindringende Basalpartie ist zunächst einfach keulenförmig (Fig. 176, *2*), später aber verzweigt sie sich lappig, ohne daß Querwände gebildet würden (Fig. 176, *3*). Im Laufe des Sommers werden in

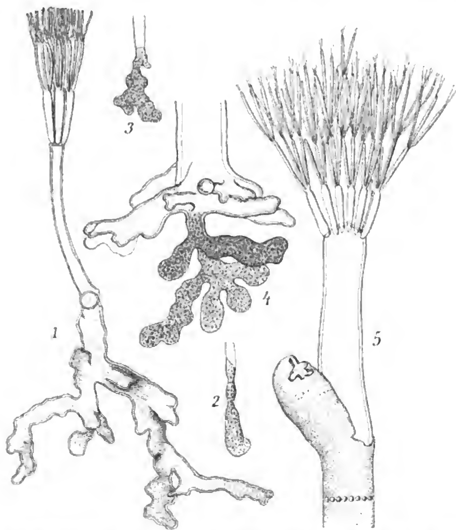


Fig. 176. *1* Keimpflanze von *Polyphysa* (*Acetabularia*) *exigua* n. Grf. SOLMS. *2—4* Basalblasen verschiedenen Alters von *Acet. mediterranea* n. DE BARY. *5* Sproßstück von *Acet. mediterranea*, im Frühjahr austreibend n. WORONIN.

diese Basalblase Reservestoffe (Stärke) hineinbefördert, und im Herbst stirbt der über das Substrat vortretende Teil ab, während der untere durch eine Wand abgeschlossen wird (Fig. 176, *3*). Im Frühling (Februar—März) beginnt das Rhizom auszutreiben, aus dem alten Stumpf tritt (Fig. 176, *5*) ein neuer Sproß hervor.

Das ist der Gang der Ereignisse, wie er sich im Laufe des ersten Lebensjahres an Keimpflanzen abspielt, und es ist mir kaum zweifelhaft, daß Acetabularia einige Jahre (zwei bis drei) gebraucht, ehe die jungen Pflanzen erstarkt zur Bildung von Schirmen und Cysten schreiten. Sicher

ist das aber aus den vorliegenden Angaben nicht zu ersehen, und ebenso geben weder DE BARY noch WORONIN u. a. Auskunft darüber, wie alt etwa das in Fig. 176, *4* wiedergegebene Rhizom ist. So bleibt auch vorläufig unklar, ob ein solches Gebilde nach einmaliger Produktion eines fertilen Schirmes völlig abstirbt oder ob es mehrere Jahre hintereinander Schirme und Cysten erzeugen kann.

Wir haben die bestuntersuchte Acetabularia als Beispiel herausgegriffen, müssen aber betonen, daß fast alle Dasycladaceen, wie u. a. aus den Angaben von SOLMS über Neomeris hervorgeht, dieselben Verhältnisse zeigen. Leider ist auch über diese biologisch nichts mehr bekannt. Daß nicht alle basalen Auswüchse der Hauptachse Reserven speichern, zeigt Fig. 176, *4*. Ein Teil derselben dient einfach als Haftorgane.

Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung der Dasycladaceae ist scheinbar eine mannigfaltige.

Die grünen Kugelzellen des Dasycladus selbst bezeichneten wir (S. 274) als Gametangien. Tatsächlich kann man zeigen, daß dieselben große Mengen von Gameten entlassen. Die Entleerung erfolgt im September-November, nachmittags zwischen 4 und 5 Uhr, wie BERTHOLD in Neapel feststellte. Ich kann diese und auch seine sonstigen Angaben aus eigener Anschauung vollauf bestätigen. Sämtliche Gametangien eines Individuums öffnen sich auf einmal und in kürzester Zeit pflegt das Wasser, in welchem die Mutterpflanzen gehalten wurden, völlig grün zu sein, während diese selbst farblos werden und später zu grunde gehen. Hat man vorher die Pflanzen isoliert, so kann man beobachten, daß die von einem Exemplar stammenden Gameten sich nicht miteinander vereinigen, dagegen erhält man massenhaft Kopulationen, wenn man die Gameten eines zweiten Exemplars durch einfaches Zusammenschütten der Kulturwässer mit denen des ersten vereinigt.

Die Gameten sind stark abgeflacht (Fig. 169, *7*), von einer Seite erscheinen sie breit rechteckig mit gerundetem Hinterende und fast gerade abgestutztem Vorderende, von der anderen Seite sind sie schmal, mit parallelen Begrenzungsflächen. Wenn die Kopulation ausblieb, sah ich sie mehrfach in die übliche Spindelform übergehen. Die beiden Cilien sitzen der Mitte der breiten Vorderseite auf. Zahlreiche Chromatophoren werden bemerkt. Eins derselben ist etwas größer, liegt plattenförmig an der einen hinteren Kante und führt neben sich den roten Augenfleck. Die Vereinigung dieser Schwärmer erfolgt fast regellos. Am häufigsten legen sich die flachen Seiten aneinander, doch kann auch Fläche und Kante verschmelzen, und sogar in umgekehrter Lage sah ich zwei Schwärmer aneinander haften (Fig. 169, *5—8*).

Die aus solcher Vereinigung resultierenden Zygoten fand BERTHOLD direkt keimend.

Die Gameten sind die einzig bekannten Fortpflanzungsorgane bei Dasycladus. Sie erscheinen auch in solcher Masse, daß andere unnötig sein dürften.

Dem Dasycladus steht auch in der Art der Fortpflanzung Acetabularia als Extrem gegenüber. WORONIN, DE BARY und STRASBURGER berichteten darüber. In den Schirmstrahlen ist bei annähernd erwachsenen Hüten das Protoplasma mit dem Chlorophyll gleichmäßig an der Wand verteilt. Späterhin sah WORONIN in ziemlich gleichen Abständen helle Punkte, um welche sich das Plasma zunächst an der Wand zu dick scheibenförmigen Körpern ballte. Diese zogen sich unter Abrundung zu ellipsoider Form von der

Membran der Mutterzelle zurück und erhielten eine eigene Haut. Solcher Körper — wir nannten sie schon Cysten — entstehen nach DE BARY in einer Kammer ca. 100, in einem Schirm mindestens 8000.

Die Cysten besitzen im Innern eine sehr große Vakuole, diese wird umgeben von mehr weniger dichtem Plasma, dem nach E. GRUBER's Feststellungen zahlreiche Kerne in gleichen Abständen eingelagert sind (Fig. 175, *6*). Stärke, wohl gebunden an die peripher gelagerten, stets grünen Chromatophoren, ist reichlich sichtbar, und schließlich folgt nach außen eine sehr dicke Zellulosemembran mit zwei verschieden dichten Lagen, welchen eine dünne Cuticula aufgelagert erscheint. An dem einen Ende der elliptischen Cyste sieht man von oben her einen Kreis, im optischen Längsschnitt diesem entsprechend zwei Einschnitte resp. Streifen in der Membran (Fig. 175, *5*). Wie wir später sehen werden, handelt es sich hier um einen Deckel (*d*), welcher bereits auf ziemlich jungen Stufen vorgebildet wird.

Die Cysten beginnen ihre Ausbildung im Juni und werden bis Juli-August durch Zerbröckeln der Schirme frei. Im Februar-März beginnt im Mittelmeer die Keimung der Acet. mediterranea, es erfolgt die Bildung von zweiwimperigen Gameten (Fig. 175, *8*). Unter den sonst bekannten Formalitäten werden dieselben aus dem Plasmawandbelag herausgeschnitten und treten unter Sprengung des Deckels in das Seewasser aus (Fig. 175, *7*). Aus der Figur ist auch ersichtlich, daß die großen Vakuolen nicht mit in die Schwärmerbildung eingehen, sondern ausgestoßen werden.

Während die Kopulation zu sehen DE BARY nicht geglückt war, verfolgte sie STRASBURGER und zeigte, daß die völlig gleichgestalteten Gameten kopulieren (Fig. 175, *8*), wenn sie aus zwei verschiedenen Cysten stammen (oder gar von zwei verschiedenen Individuen). Die Zygoten keimen sofort (Fig. 175, *9*).

Unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der übrigen Dasycladeen sind etwas lückenhaft, immerhin lassen sich aus dem, was bisher bekannt geworden, einige Anhaltspunkte für die Beurteilung der gesamten Familie gewinnen. Neomeris bildet, wie wir sahen (Fig. 170), Organe, welche in ihrer Stellung und Entwickelung den Gametangien von Dasycladus auf ein Haar gleichen, nur beobachtete man keine Bildung von Gameten, vielmehr erhält der gesamte Inhalt eine neue, derbe Membran, welche wie die Cysten von Acetabularia am schmalen Ende einen Deckel ausbildet. Es gehört keine große Phantasie dazu, sich vorzustellen, daß diese Körper abfallen, ausdauern und später keimend Gameten erzeugen.

Botryophora und Bornetella schließen sich an Neomeris an; sie erzeugen nur Cysten in Mehrzahl in ihren kugeligen Gametangien. Jene aber sind genau so gebaut wie die einzelne „große Spore“ bei Neomeris und wie die Cysten von Acetabularia, d. h. sie haben eine dicke Membran mit Deckel und werden, das darf man annehmen, ebenfalls wie die Acetabularien keimend, Gameten bilden.

Mir scheint so auch in bezug auf die Fortpflanzung eine Reihe von den Dasycladen über Neomeris zu Bornetella zu führen und mit Acetabularia zu endigen.

Wie sind nun die „Sporen“, die wir Cysten nannten, aufzufassen? FALKENBERG und SOLMS nehmen an, daß die Cysten eine besondere kleine Generation bilden, welche hier zwischen die größere eingeschaltet wurde. Aber schon VAIZEY und CHURCH haben mit Recht darauf hingewiesen, daß die Auffassung kaum haltbar sei. VAIZEY nennt die „Sporen“ einfach Gametangien und CHURCH spricht auf Grund BOWER'scher Erwägungen

die Acetabularia-, Bornetella- usw. Pflanze in toto als Gametophyten an. Die „Sporen"-(Cysten-)Bildung ist ihm, wenn ich recht verstehe, eine einfache Fächerung der Sporangien (Gametangien). Das läßt sich hören. Mir scheint aber, die Sache werde noch etwas verständlicher, wenn man berücksichtigt (was auch VAIZEY schon andeutet), daß die meisten Dasycladaceen ein Ruhestadium an einer ungewohnten, wenn man will, „falschen" Stelle in den Entwickelungsgang einschalten. Statt in die Zygoten wird die Ruhezeit in die Gametangien verlegt. Das ist am klarsten bei Neomeris zu sehen, bei welcher ja das Gametangium in toto zu einer ruhenden Zelle wird. Bei den übrigen in Frage kommenden Gattungen wird die Sache durch die Vielzahl der Cysten kompliziert, allein auch das kann man verstehen. Wir werden später im allgemeinen Teile des Buches noch zu schildern haben, wie die Zellen, welche Schwärmer irgendwelcher Art entwickeln, ihr Plasma zunächst in eine mäßige Zahl ziemlich großer Portionen zerfällen, die natürlich auch viele Kerne enthalten. Diese Ballen werden bei den meisten Algen im normalen Verlaufe ziemlich bald zu einkernigen Schwärmern aufgeteilt. Bei Acetabularia und Verwandten aber, so schließe ich, wird jene Aufteilung sistiert, sie geht erst nach Monaten weiter, wenn die eingeschaltete Ruheperiode überwunden ist.

Solche Erwägungen hindern mich, die fraglichen Gebilde als Sporen zu bezeichnen, und auch ihre Vielkernigkeit läßt das kaum zu. Mir scheint, für solche eingekapselten vielkernigen Plasmamassen sei der Name Cysten, den wir auch schon bei Botrydium und Protosiphon anwandten, besser am Platze. Zweifellos weisen ja auch die Vorgänge bei allen diesen Algen große Ähnlichkeiten auf.

Cymopolia hat, das sei zum Schluß noch bemerkt, soviel man weiß, eine etwas abweichende Fortpflanzung. SOLMS sah die Gametangien dieser Pflanze direkt Keimschläuche treiben. Danach kann man hier mit CHURCH Apogamie vermuten.

Literatur.

AGARDH, J. G., Til Algernes Systematik. VIII. Siphoneae. Lunds Univers. Årsskr. 1887. **23.**

BARY, DE, und STRASBURGER, Acetabularia mediterranea. Bot. Ztg. **35.** 1877.

BERTHOLD, Die geschlechtliche Fortpflanzung von Dasycladus clavaeformis Ag. Bot. Ztg. **38.** 1880.

CHURCH, A. H., The structure of the thallus of Neomeris dumetosa Lam. Ann. of bot. 1895. **9.** p. 581.

CRAMER, C., Über Halicoryne Wrightii. Züricher Vierteljahrsschrift 1895. **40.** p. 265.

—— Über die verticillierten Siphoneen, bes. Neomeris und Cymopolia. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 1890. **30.**

—— Über die verticillierten Siphoneen, bes. Neomeris u. Bornetella. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 1890. **30.**

HOWE, M. A., Observations on the Algal genera Acicularia and Acetabulum. Contrib. dep. of bot. Columbia univ. Nr. 182. New York 1901.

NÄGELI, C., Die neueren Algensysteme. Zürich 1847.

NOLL, F., Anlage und Anordnung seitlicher Organe bei Pflanzen, insbes. bei Dasycladus. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1896. 2. Hälfte.

SEWARD, A. C., Fossil plants for students of Botany and Geology. **1.** Cambridge 1898.

SOLMS-LAUBACH, H. GRAF ZU, Über die Algengenera Cymopolia, Neomeris und Bornetella. Ann. Buitenzorg 1892. **11.** p. 67.

—— Einleitung in die Palaeophytologie. Leipzig 1887.

—— Monograph of the Acetabularieae. Transact. of the Linn. soc. London. 1895. 2 ser. **5.**

STEINMANN, G., Über fossile Dasycladaceen vom Cerro Escamela, Mexico. Bot. Ztg. 1899. **57.** p. 137.

—— Tetraploporella Remeši, eine neue Dasycladacea aus dem Tithon von Stramberg. Beitr. z. Palaeontologie Österr.-Ungarns 1903. **15.** p. 45.

Steinmann, G., Einführung in die Palaeontologie. Leipzig 1903.
Vaizey, J. R., Alternation of generations in green Plants. Ann. of Bot. 1890. **4.** p. 375.
Woronine, M., Recherches sur les Algues marines Acetabularia et Espera. Ann. sc. nat. bot. 1862. 4. sér. **16.** p. 200.

5. Sphaeropleaceae.

Die vielbegehrte Sphaeroplea annulina, welche nach Klebahn wohl in zwei Arten, Sph. Braunii und Sph. crassisepta getrennt werden muß, ist über Europa zweifellos verbreitet und geht vielleicht auch auf andere Kontinente über. Trotzdem wird sie in den einzelnen Gebieten recht selten und nur sporadisch beobachtet. Sie liebt Tümpel und besonders zeitweilig überschwemmten Boden. Fast berühmt ist der Standort im Auerspergbrunnen zu Graz.

Weder in der Jugend noch im Alter wird an den völlig unverzweigten Fäden die Bildung von Haftorganen beobachtet, daher trifft man die Alge immer freischwimmend, ähnlich wie Spirogyren, Conferven usw.

Cohn gab die erste gute Beschreibung der Pflanze, Rauwenhoff, Heinricher, Klebahn und Golenkin lieferten wesentliche Ergänzungen, besonders bezüglich der Kerne.

Die Fäden bestehen aus mehr oder weniger langen, zylindrischen Zellen, in welchen breite, farblose Bänder mit schmäleren, dunkleren Ringen (9—30 an der Zahl) abwechseln; daher der Name der Pflanze.

An den farblosen Stellen findet sich ein relativ dünner Plasmawandbelag, an den dunklen dagegen sammelt sich das Protoplasma reichlich und durchsetzt nicht selten das Lumen der Zelle pfropfen- oder plattenartig. Dort liegen dann die Kerne und natürlich auch die Chromatophoren.

Wir finden bei der zarteren Sph. crassisepta wenige (einen bis vier), bei der derberen Sph. Braunii zahlreiche Kerne in jedem Bande. Sie rücken ziemlich nahe an die Zellwand (Fig. 177, *13*, *14*).

Außerhalb der Kerne lagern die zahlreichen plättchenförmigen Chromatophoren, welche in mehr als einer Beziehung an Cladophora, Anadyomene und andere erinnern. Einzelne größere (vier bis sechs in jedem Ringe) führen Pyrenoide, die übrigen aber nicht. Sie sind unregelmäßig eckig bis rundlich. Da sie mit mehreren vorgezogenen Spitzen aneinander stoßen, entsteht ein Gitterwerk. Von Ring zu Ring verlaufen noch einige longitudinale Plasmastränge, welche ebenfalls einige Chromatophoren beherbergen (Fig. 177, *13*, *14*).

Die Querwände sind in vielen Fällen durchaus normal. Speziell bei der Sph. crassisepta aber sind sie nicht bloß stark verdickt, sondern sie variieren auch sehr in ihrem Aussehen. Ringförmig angelegt, wie bei Cladophora u. a., werden sie nicht immer völlig geschlossen und weisen auch sonst Unregelmäßigkeiten auf, die Heinricher und Rauwenhoff eingehend beschrieben haben. Auch Zapfen, die in das Zellumen hineinragen, sind nicht selten.

Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung ist nicht beobachtet, dagegen ist die geschlechtliche sehr ausgiebig. Die Fadenzellen werden ohne Formveränderung zu Oogonien und Antheridien.

Die Spermatozoidenbildung wird durch häufig wiederholte mitotische Teilung der Kerne eingeleitet; so können von diesen in jedem Ringe 300

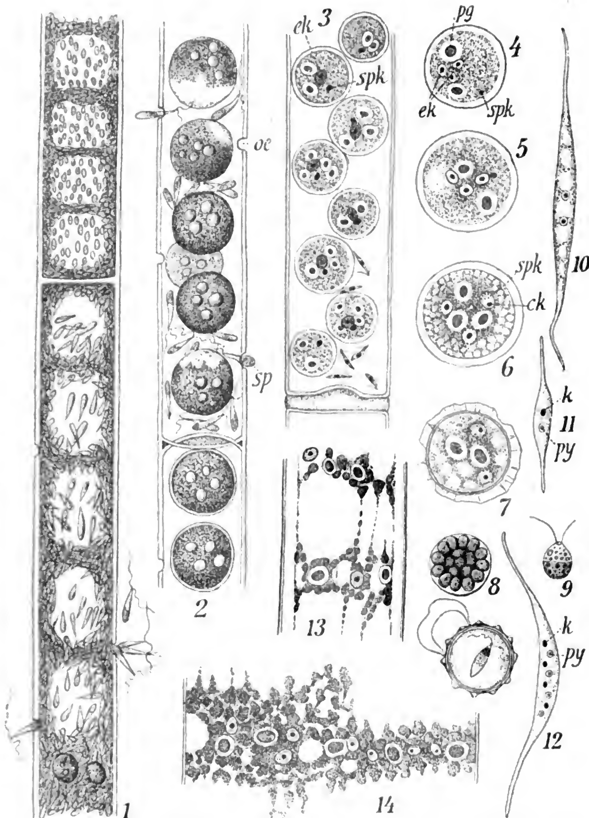


Fig. 177. *Sphaeroplea annulina* n. Al. Braun, Klebahn u. Heinricher. *1* Spermatozoidbildung. *2* Eizellen von Spermatozoiden (*sp*) umgeben. *oe* Öffnung. *3* einkernige Eier mit Spermakern (*spk*) (*Sph. crassisepta*). *4—6* mehrkernige Eier (*Sph. Braunii*) durch einen Spermakern (*spk*) befruchtet. *ek* (in *6 ck*) Eikern. *pg* Pyrenoid. *7* Zygote mit derber Membran. *8* Zygote in Keimung. *9* Zoospore. *10—12* Keimlinge. *k* Kerne. *py* Pyrenoide. *13*, *14* Stücke der Zelle mit Kernen, Chromatophoren und Pyrenoiden.

und mehr gebildet werden. Der Teilung der Kerne entspricht ein Verschwinden der Pyrenoide und eine Aufteilung der Chromatophoren, welch letztere schließlich eine mehr weniger gelbe Farbe annehmen. Kern und Chromatophor mit dem nötigen Plasma liefern dann je ein Spermatozoid. Diese geraten schließlich schon in der Mutterzelle in Bewegung und schlüpfen durch Öffnungen aus, welche inzwischen seitlich in der Membran entstanden sind (Fig. 177, *1*). Die Spermatozoiden sind spindelförmig, tragen das kleine Chromatophor am Hinterende, den Kern in der Mitte, zwei Geißeln vorn (Fig. 177, *1*, *3*).

Die Eier liegen in ziemlich großer Zahl in jeder Gliederzelle des Fadens (Fig. 177, *2*), man erkennt an ihnen mit Leichtigkeit einen Empfängnisfleck. Die Eier der Sph. annulina var. crassisepta sind nach KLEBAHN einkernig, diejenigen der var. Braunii aber mehrkernig. Wir kommen darauf im Kap. „Eibildung“ zurück. Sind sie geschlechtsreif, dann bemerkt man auch (Fig. 177, *2*) in größerer Zahl relativ kleine Öffnungen (*oe*) in der Membran des Oogonium. Durch diese schlüpfen die Spermatozoiden ein und die Befruchtung wird vollzogen, indem die männliche Zelle am Empfängnisfleck eindringt. Selbst wenn das Ei mehrkernig ist, verschmilzt nach KLEBAHN stets nur ein Spermakern mit einem der Eikerne (Fig. 171, *3—6*). GOLENKIN macht etwas abweichende Angaben (vgl. Abschn. Befruchtung).

Nach vollzogener Befruchtung erfolgt Membranbildung. Zuerst entsteht eine ziemlich dünne Eihaut, unter derselben aber entwickelt sich eine zweite derbe, die mit Leisten und Vorsprüngen anderer Art versehen ist; nachdem diese fertiggestellt, häutet sich die Oospore, sie wirft die erste Membran ab. Unter der dicken Hülle entsteht später noch eine glatte und dünne Membran. Der Innenraum füllt sich mit Stärke, rotem Öl usw., und so kann die Oospore auch im trockenen Zustande längere Zeit — mehrere Jahre — ausdauern.

Die Keimung erfolgt im Lichte wie auch im Dunkeln, die Weiterentwickelung der Keimlinge aber natürlich nur im Lichte.

Der Beginn der Zygotenkeimung wird angezeigt durch das stärkere Hervortreten der Chlorophyllkörper, welche vorher ganz verdeckt waren. Der Inhalt teilt sich in einige Portionen (bis zu vier nach HEINRICHER, bis zu acht nach COHN), welche nach Aufreißen der dicken Membran (Fig. 177, *8*, *9*) als zweiwimperige, nach HEINRICHER ovale Schwärmer frei werden. COHN gibt etwas abweichende Gestalten an; vielleicht hatte er schon in Keimung begriffene Zoosporen vor sich.

Die hinten grün, vorn durch Öl rot gefärbten Schwärmer strecken sich unter Verlust der Cilien zu spindelförmigen Körpern, welche mit lang zugespitzten Enden stark in die Länge wachsen (Fig. 177, *10—12*) und schließlich zu den bekannten Fäden werden. Die jüngsten Keimlinge sind häufig noch ganz oder partiell rot gefärbt; sie besitzen einen Zellkern und wenige Pyrenoide (Fig. 177, *10*, *11*). Beiderlei Organe vermehren sich später reichlich, und erst wenn dies erfolgt ist, tritt die erste Querwand sehr verspätet auf.

Literatur.

COHN, F., Mém. sur le développement et le mode de reproduction du Sphaeroplea annulina. Ann. sc. nat. bot. 1856. 4 sér. **5.** p. 187. In deutscher Sprache ohne Tafeln in Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin. Mai 1855.

GOLENKIN, M., Algologische Mitteilungen. Über die Befruchtung bei Sphaeroplea annulina und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. S.-A. aus Bull. de la soc. des naturalistes de Moscou 1899 Nr. 4.

HEINRICHER, E., Zur Kenntnis der Algengattung Sphaeroplea. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. **1.** p. 433.
KLEBAHN, H., Die Befruchtung von Sphaeroplea annulina Ag. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899. p. 81.
RAUWENHOFF, N. W. P., Recherches sur le Sphaeroplea annulina Ag. Archives néerlandaises des sc. exact. et nat. 1888. **22.** p. 91.

e. Siphonales.

α. Männliche und weibliche Gameten (soweit bekannt) beweglich.

1. **Codiaceae.** Reich verzweigte Fäden, welche zu charakteristisch geformten Thallomen verflochten sind. Typus: Codium.

2. **Bryopsidaceae.** Fiederig verzweigte Sprosse. Zweige nicht verflochten. Typus: Bryopsis. (Anhang: Derbesiaceae.)

3. **Caulerpaceae.** Pflanzen in Stamm, Wurzel und Blätter gegliedert. Letztere sehr mannigfaltig ausgestaltet.

β. Weiblicher Gamet als Eizelle im Oogonium liegend.

4. **Vaucheriaceae.** Verzweigte Fäden, welche nicht verflochten sind. Sexualorgane seitlich an den Ästen.

1. Codiaceae.

Die Codiaceen bevorzugen die wärmeren Meere; sie sind in allen tropischen und subtropischen Gebieten vorhanden, finden sich z. B. im Mittelmeer recht reichlich. Vereinzelt gehen sie wohl auch in kältere Regionen.

Die Standorte der rein tropischen Formen sind nur selten genau angegeben; im Mittelmeer hält sich Codium in Tiefen von ca. 2—20 m. Udotea, Halimeda u. a. kommen dort ebenfalls in mäßigen Tiefen vor, steigen aber auch bis 120 m hinab.

Eine systematische Bearbeitung haben die Codiaceen besonders durch AGARDH erfahren, ebenso erwähnen sie HARVEY u. a. ziemlich ausführlich. Über den Aufbau berichtete wohl zuerst korrekt NÄGELI, dann DERBÈS u. SOLIER, ASKENASY u. a. Diese sowie besonders THURET geben auch Daten betreffs der Fortpflanzung. Eine zusammenfassende, einheitliche Darstellung der Gruppe ist aber nicht vorhanden.

Gleich unten zeigen wir, wie die einzelnen Fäden oder besser grünen *Zellenbau.*
Schläuche, die im typischen Falle lang-zylindrisch und reich verzweigt sind, den Thallus der Codiaceen aufbauen, schicken hier aber das Wichtigste über Inhalt und Wand jener Elemente voraus.

In den Schlauchzellen der Codiaceen zeigt der Inhalt die Anordnung, die bereits für die Valoniaceen geschildert wurde. Im Plasmawandbelag, der natürlich die Vakuole umschließt, liegen nahe der Wand zahlreiche, sehr kleine Chromatophoren, die wenigstens in den meisten Fällen eines Pyrenoids entbehren. Die Kerne marschieren auf der Innenseite der Chromatophoren auf und sind, wie so häufig, durch die Zwischenräume sichtbar, die jene freilassen. Bei Codium fand BERTHOLD (Mskr.) Kristalloide in den Schläuchen, besonders vor Beginn der Gametenbildung.

Zwar werden in den grünen Schläuchen Querwände, wie bekannt, nicht gebildet, wohl aber sind ringförmige Verdickungen auf der Innenseite der Wandung keineswegs so selten wie man meistens glaubt. Für Penicillus z. B. (Fig. 178, *5*) beschreibt WORONIN derbe Zelluloseringe mit sehr deutlicher Schichtung, welche den Plasmaschlauch stark einschnüren. Solche Gebilde wiederholen

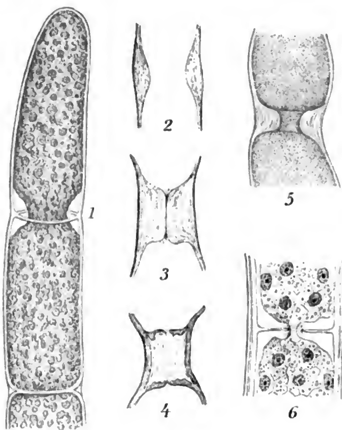


Fig. 178. *1* Zellteilung von *Cladophora glomerata* n. THURET. *2—4* Querwandbildung bei *Codium* Orig. BERTHOLD. *5* Ringbildung im Faden von *Penicillus* n. WORONIN. *6* Zellteilung bei *Cladophora* n. STRASBURGER.

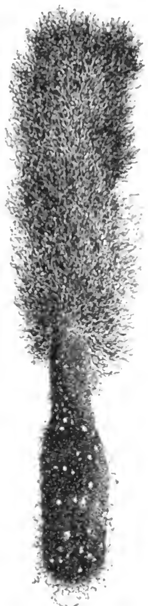


Fig. 179. *Aurainvillea* spec. Orig.

sich, wie angedeutet, in anderen Gattungen, und von ihnen sind nicht wesentlich verschieden die Verschlüsse, welche in den Schläuchen von Codium so häufig beobachtet werden (vgl. S. 299 Fig. 186). Auch sie beginnen (Fig. 178, *2*) mit einem geschichteten Zellulosering; in dem Maße aber, als dieser sich unter vielfach wiederholter Schichtenbildung wulstartig

verdickt, wird die Ringöffnung verkleinert und endlich (Fig. 178, *3*) völlig geschlossen. In dem Verschluß können nachträglich noch mancherlei Veränderungen der Zelluloseschichten vorgehen, wie das Fig. 178, *4* andeutet.

Bei der Häufigkeit solcher Ring- usw. Bildungen in verschiedenen Gattungen ist es immerhin auffallend, daß bei Halimeda, soweit ich sehe, alles fehlt, was auch nur auf ähnliches hindeuten könnte.

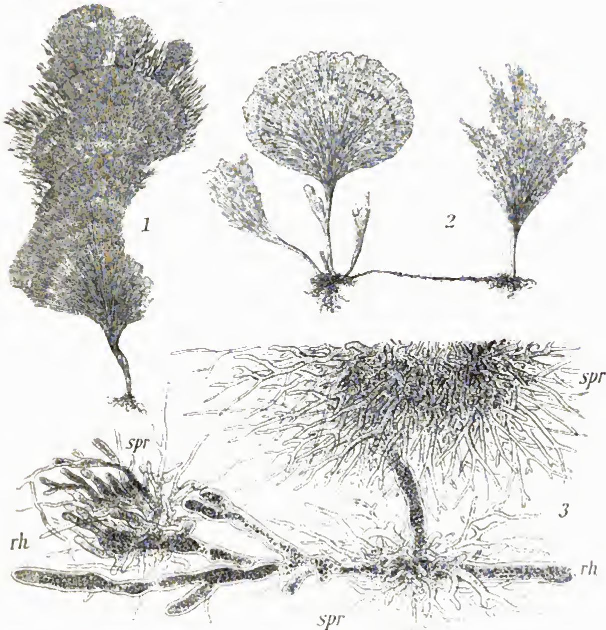


Fig. 180. *Udotea Desfontainei.* *1* austreibendes Exemplar. Orig. 2 „Rhizom" mit anhaftenden Sprossen. Orig. *3* Rhizom (*rh*) mit drei Sproßanlagen (*spr*). (Präp. Gruber).

An den Anfang der Codiaceenreihe stelle ich die in Fig. 179 wiedergegebene Aurainvillea (die ich durch G. Karsten erhielt), weil mir in ihr ein geeignetes Demonstrationsmaterial vorliegt. Man könnte ebenso gut mit anderen Arten der von Murray und Boodle kurz beschriebenen Gattung oder mit Chlorodesmis Harvey beginnen, die der ersten Gattung sehr nahe steht. Die Pflanze besitzt dichotom verzweigte Fäden; diese werden *Aurainvillea.*

in den unteren Regionen des Thallus unregelmäßig zu einem locker gebauten Stiel verwoben, oben aber sind sie ganz frei. Der Stiel, welcher offenbar in schlammigen oder sandigen Boden eingesenkt ist, hat keine spezifisch entwickelte Rindenschicht.

Penicillus. Penicillus (s. WORONIN) hat viel Ähnlichkeit mit der Aurainvillea, doch ist der verkalkte Stiel des Pinsels dünner und fester. Die Festigkeit aber wird nicht allein durch die Kalkeinlagerungen bedingt, sondern auch durch seitliche Auszweigungen der ihn aufbauenden Fäden, welche sich zwischen den letzteren hindurchwinden.

Udotea. Eine solche Verkettung der Fäden ist nun bei Udotea (Fig. 180) noch viel weiter getrieben, jener Form, welche mit ihrer blattartigen Spreite auf relativ dünnem Stiel einer Miniaturausgabe von Laminaria vergleichbar ist. Von solcher freilich weicht sie ab durch den Besitz eines Rhizoms. Bei vorsichtiger Ablösung der Pflänzchen vom Substrat erhält man Exemplare wie das in Fig. 180, *2* wiedergegebene und überzeugt sich, daß die flachen Sprosse sich in Mehrzahl von kriechenden Fäden erheben. Diese stellen, wie E. GRUBER fand, ziemlich dicke, derbwandige Gebilde dar (*rh* Fig. 180, *3*), welche sich mit Hilfe gleichgestalteter Verzweigungen auf dem Substrat ausbreiten. Außer solchen treten zartere Zweige auf und zwar in großen Massen beisammen (Fig. 180, *3*). Das sind die ersten Anlagen eines aufrechten Sprosses *spr*, deren Fäden sich weiterhin fast hyphenartig verflechten.

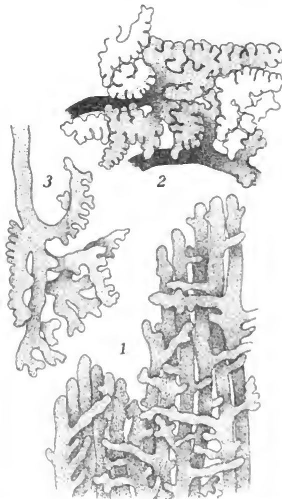


Fig. 181. *Udotea Desfontainei.* Präp. GRUBER. *1* Stück vom Sproßrande. Längsfäden mit jungen Ästen (Querfäden). *2* dieselben im Zusammenhang; von der Thallusfläche gesehen. *3* gelapptes Ende eines Querfadens frei präpariert.

Das Wachstum der flachen Sprosse verfolgt man an Udotea Desfontainei bei Neapel im September-Oktober leicht. Um diese Zeit ist der Rand der grünen Fahnen gefranst (Fig. 180, *1*) durch eine einzige Lage parallel verlaufender Fäden, welche sich ab und zu dichotom verzweigen. Bald aber treten an diesen Längsfäden ziemlich zahlreiche Seitenzweige auf und wachsen (Fig. 181, *1*) quer über die ersteren hinweg. Das erfolgt auf beiden Seiten des Thallus. Die Zweiglein drängen sich aber auch senkrecht zur Fläche zwischen den Längsfäden hindurch und so entsteht eine Struktur, wie sie Kette und Einschlag eines Gewebes darstellen. So regelmäßig wie ein Kunstgewebe ist die Sache freilich schon deswegen nicht, weil die Längsfäden sehr stark aus ihrer ursprünglich parallelen und ebenen Lage herausgebracht werden.

Mögen die Querfäden verlaufen wie sie wollen, nach einigen Krümmungen treten sie mit ihren Spitzen fast alle an die Oberfläche der grünen Spreite und wachsen hier regelmäßig oder unregelmäßig lappig aus (Fig. 181, *1*, *3*). Die Lappen legen sich aneinander oder greifen auch zackig ineinander (Fig. 181, *2*), und damit entsteht eine Rindenschicht, welche der Epidermis dikotyler Pflanzen nicht unähnlich sieht. Nägeli legte das im Jahre 1847 völlig klar. Die Arbeiten von Küster u. a. bringen kaum neues.

Udotea Desfontainei zeigt auf der Spreite konzentrische Zonen. Diese sind bedingt durch reichlichere Verzweigung der Seitenäste resp. der



Fig. 182. *Halimeda Tuna*. Orig.

Rindenfäden, welche hier über die Fläche unregelmäßig hervortreten und bisweilen lange, lose Fäden entsenden. Ob damit Wachstumsperioden angedeutet sind, ist nicht klar.

Die soeben behandelte Spezies entfernt sich einigermaßen weit von Penicillus, doch gibt es einfacher gebaute Udotea-Arten, welche ihm näher stehen; diesen fehlt die Berindung ganz oder fast ganz (vgl. Agardh).

Unter Übergehung einiger kleinerer Gattungen, die Udotea ziemlich *Halimeda.* ähnlich sind, schließen wir hier Halimeda (s. ASKENASY, BARTON u. a.) an mit ihrem Opuntia-artig gegliederten Thallus (Fig. 182). Die Pflanzen sind meist stark mit Kalk inkrustiert, doch setzt die Inkrustation an den schmalen Stellen des Thallus aus; sie bedingt so eine Beweglichkeit der Einzelglieder, die stark an Cymopolia erinnert und hier wie dort die gleiche Bedeutung haben dürfte. Die Anklänge an Cymopolia gehen sehr weit bei der australischen Halimeda incrassata u. a., welche ihr im Habitus fast völlig gleicht; sie hat einfach gerundete Glieder. Solchen Gestalten stehen dann andere gegenüber, deren Glieder abgeflacht sind. Vielfach liegen die Gliederflächen in einer Ebene. Während nun Halimeda incrassata, soweit die vorhandenen Angaben reichen, aufrecht steht, haben die flachen Halimeden des Mittelmeeres (Tuna, Platydisca) eine mehr oder weniger horizontale oder hängende Lage (Fig. 182). Man kann sich z. B. an den

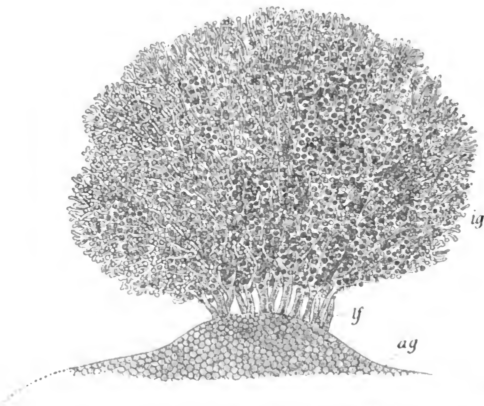


Fig. 183. *Halimeda Tuna.* Orig. *ag* altes Glied. *ig* junges Glied des Thallus. *lf* Längsfäden.

Hafenmolen von Pozzuoli leicht überzeugen, daß die Algen dort, an dem senkrechten Gestein angeheftet, ihre flachen Zweige meist schräg nach abwärts gekehrt in das Wasser hinaussenden. Demgemäß pflegt auch die Oberseite der Zweige intensiver grün gefärbt zu sein als die Unterseite. Die Exemplare, welche das Schleppnetz von den Seechen heraufbefördert, dürften ihre Zweige flach auf dem Kalkgestein ausgebreitet haben.

Wie sich in dieser Beziehung gewisse flachgliederige Arten der Tropen verhalten, die nicht auf Gestein mit einer Haftscheibe festsitzen, sondern sich in sandigem oder schlammigem Boden etwa so festsetzen wie Avrainvillea, vermag ich nicht anzugeben.

Im Herbst trifft man bei Neapel reichlich die austreibenden Exemplare der Halimeda. Dann brechen aus den apikalen Kanten der alten Glieder

Längsfäden (*lf* Fig. 183) in mäßiger Anzahl hervor und verzweigen sich reichlich zunächst in einer Ebene, welche durch die Fläche des alten Gliedes gegeben ist. Später setzen sie Zweiglein senkrecht zu dieser an. Letztere sind (Fig. 183) anfangs noch isoliert, später aber vermehren sie sich derart, daß sie sich berühren. Ein fester Verband wird aber weiter dadurch hergestellt, daß die Zweigenden an ihrer Spitze blasig aufschwellen. (vgl. Fig. 185). So entsteht eine Facettenrinde, welche an diejenige der Dasycladaceen erinnert. Sie ist, von der Fläche betrachtet, ebenso regelmäßig wie diejenige der erwähnten Pflanzen, und sie klingt weiter dadurch an jene an, daß die radialen, aber nicht die Außenwände verkalken.

Solche Rindenbildungen sind nun fast noch stärker ausgeprägt bei der Gattung Codium, die in ihren einzelnen Spezies recht verschieden gestaltet ist. Codium Bursa und C. adhaerens bilden mehr oder weniger *Codium.*

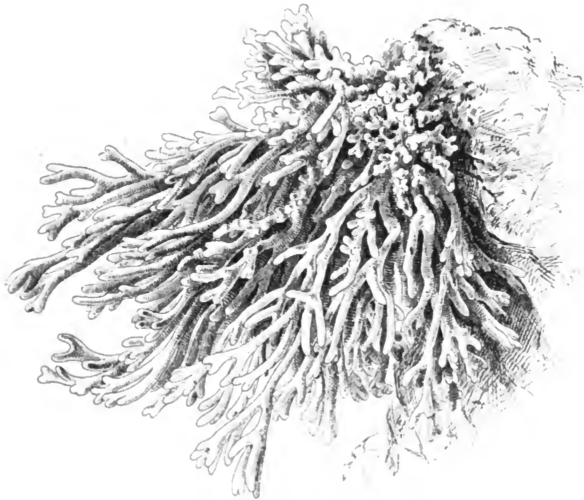


Fig. 184. *Codium tomentosum.* Orig.

feste kugelig gerundete Polster (oft faustgroß), welche dem Gestein direkt aufsitzen. Codium tomentosum, elongatum u. a. dagegen stellen reich verzweigte Büsche dar (Fig. 184), die im Wasser fluten. Sie sind mit einer Haftscheibe am Substrat festgelegt, während Cod. Bursa, soviel ich (auch aus Küster's Angaben) sehe, zahlreiche isolierte Rhizoiden besitzt.

Weber van Bosse's Pseudocodium hat denselben Wuchs wie die letztgenannten Arten; sein innerer Aufbau ist aber einfacher als derjenige von Codium und so mag er zunächst erwähnt sein.

Ein Schnitt durch die wachsenden Scheitelpartien von Pseudocodium zeigt (Fig. 185) in der Mitte die bekannten Längsfäden (Achsenfäden), welche unten durch Schleim (?) voneinander getrennt sind, während sie oben dicht zusammenschließen. Die fraglichen Fäden zeigen Spitzenwachstum, außerdem geben sie durch seitliche Verzweigung kurze Äste ab, die sich alle nach auswärts kehren. Indem diese sämtlich auf gleicher Höhe endigen und an der Spitze blasig aufschwellen, produzieren auch sie eine Facettenrinde, die nach WEBER VAN BOSSE äußerst fest zusammenschließt.

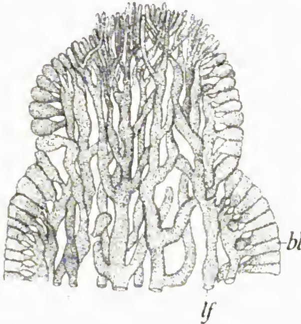


Fig. 185. *Pseudocodium de Vriesei.* Längsschnitt durch den Scheitel. *lf* Längsfäden. *bl* Rindenblasen.

Codium selber hat nun im wesentlichen den Bau des Pseudocodium, wenn man die fertigen Teile vergleicht. Wir finden im Innern ein „Mark“, besser Zentralkörper, bestehend aus ziemlich dünnen, fast hyphenähnlichen Fäden, welche teils längs, teils quer verlaufen, und außen eine Rinde, zusammengesetzt aus Blasen, die KÜSTER nicht übel als Palissadenschläuche bezeichnet. Letztere lösen sich im Gegensatze zu Pseudocodium sehr leicht (durch Druck usw.) voneinander und stellen große Keulen von der in Fig. 186, *1*, *2* wiedergegebenen Form dar. Das periphere Ende der Schläuche trägt mit Chromatophoren versehene „Haare“ (Fig. 186, *2*). Dieselben werden an ihrer Basis nicht durch einen ringförmigen (Fig. 178), sondern durch einen einseitig vordringenden Wulst abgegliedert. Sie sind hinfällig, werden aber periodisch erneuert und überziehen zeitweilig die Codiumsprosse mit einem dichten Pelz (C. tomentosum). Alte Rindenschläuche sind meistens in einer bestimmten Region mit zahlreichen Narben oder Stummeln der Haare bedeckt (Fig. 186, *2 n*).

Die Wand der Rindenschläuche ist an dem radial auswärts gekehrten Ende, wo sie das Seewasser direkt berührt, ziemlich derb, im Innern des Gewebes wird sie dünner. Der Inhalt der Palissaden ist der übliche, doch wird von DIXON angegeben, daß die große Vakuole von schleimähnlichen Substanzen in einem Strange längs durchzogen wird. Die Chromatophoren sammeln sich natürlich besonders außen an.

Dort wo die Fäden des Zentralkörpers in die dicken Rindenschläuche übergehen (Fig. 186, *1*, *2*), findet ein Abschluß durch die Wülste, Pfropfen, Zellwände oder wie man sie sonst nennen will, statt, deren Entstehung wir in Fig. 178 wiedergaben.

Ein ausgeprägter Vegetationspunkt ist bei Codium nicht vorhanden, wenn auch die buschigen Formen vorzugsweise an der Spitze wachsen. Die Vermehrung der Gewebeelemente findet vielmehr an den verschiedensten Orten statt durch Einschub neuer Palissadenschläuche zwischen die alten. Letztere treiben nahe an ihrer Basis einen oder mehrere Seitenzweige;

diese werden durch den bekannten Ringwulst abgeschnitten und können sich dann unmittelbar nebenan zwischen die erwachsenen Schläuche einschieben (Fig. 186, *1*). Das geschieht indes seltener, häufiger wird der basale Seitenzweig der Rindenblase zu einem hyphenähnlichen Faden,

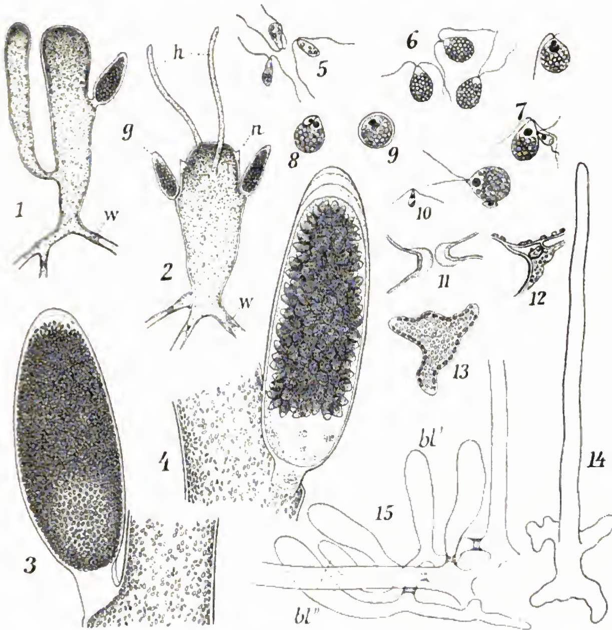


Fig. 186. *Codium tomentosum.* *1*, *2* Rindenschläuche mit Gametangien (*g*). *h* Haare. *n* Haarnarben. *w* Wand. Orig. BERTHOLD. *3* männl., *4* weibl. Gametangium, n. THURET. *5* männl., *6* weibl. Gameten. Orig. *7*, *8* Kopulation ders. Orig. *9* Zygote. Orig. *10* männl. Gamet. *11*, *12* Verschluß der Gametangien an der Basis. *13*, *14*, *15* Keimlinge. Orig. BERTHOLD. *bl* Blasen.

welcher ein Stück weit, etwa an der Grenze von Zentralkörper und Rinde, hinwächst und dann erst nach auswärts umbiegt, um sich zwischen zwei Palissaden einzuklemmen und dann auch seinerseits anzuschwellen.

Nach diesen Befunden baut sich das ganze Fadensystem in einem Codiumthallus sympodial auf. Das ist schon an den Keimlingen sichtbar, über die mir BERTHOLD (Mskr.) Mitteilung machte. Aus der Zygote resul-

tiert (Fig. 186, *13*, *14*) ein vertikaler Sproß, der mit lappiger Scheibe auf dem Substrat festsitzt. An der Basis desselben (Fig. 186, *15*) brechen seitwärts dünne Fäden hervor, um recht bald Blasen (*bl'*) zu bilden, die ihrerseits wieder basal aussprossen (*bl''* Fig. 186, *15*).

Infolge der Entwickelungsweise stehen die Palissadenschläuche unter einem gegenseitigen Druck, welcher sich durch eine sehr energische Krümmung zu erkennen gibt, wenn man z. B. Codium Bursa in entsprechende Stücke zerschneidet. Das Innere dieser großen Alge ist übrigens häufig hohl, weil die älteren Achsenfäden infolge des Wachstums des Ganzen zerreißen.

Mögen auch ältere Angaben, z. B. von Thuret, vorausgegangen sein, so hat doch das Wesentliche über den Bau der Codien zuerst, soviel ich sehe, Arcangeli richtig beobachtet. Weber van Bosse gab dann einige Ergänzungen, auch Askenasy. Küster lieferte kaum, Gibson nichts neues. Meine Darstellung gründet sich z. T. auf Notizen von Berthold, welche mit den Angaben obiger Autoren harmonieren.

Fortpflanzung.

Über die Fortpflanzung der Codiaceen sind wir nur höchst mangelhaft unterrichtet. Spärliche Andeutungen über Penicillus, Udotea u. a. beweisen vorläufig garnichts und sind höchst unsicher. Bei Halimeda kennt man durch Schmitz Schwärmer mit zwei Cilien, welche recht klein sind. Ihre Kopulation wurde nicht beobachtet. Sie gingen sehr rasch ohne Membranbildung zugrunde. Deshalb vermutet Schmitz wohl nicht ganz mit Unrecht, daß hier unvollständig bekannte Gameten vorliegen.

Sollen dieselben gebildet werden, so brechen nach Derbès und Solier und nach Schmitz, welche Autoren fast allein die fraglichen Organe sahen, im Juli-September (Mittelmeer) aus den Rändern der verkalkten Glieder „Markfäden“ (Längsfäden) regelmäßig verteilt oder büschelweise hervor (Fig. 187, *A*). Die heraustretenden Fäden verzweigen sich ein- oder mehrmal dichotom, dann schwellen sie entweder an den Enden kugelig an oder sie treiben in größerer Zahl seitliche Kugeln (Fig. 187, *B*). Fast alles Plasma wandert aus den verkalkten Gliedern in die außen gelegenen Kugeln ein, bis die letzteren vollgestopft sind. Dann entstehen in ihnen die Schwärmer und treten aus unregelmäßigen Rissen aus. Da die kugeligen Sporangien nicht durch Querwände abgegliedert werden, greift die Schwärmerbildung meistens weit in die Markfäden zurück, und fast scheint es, als ob

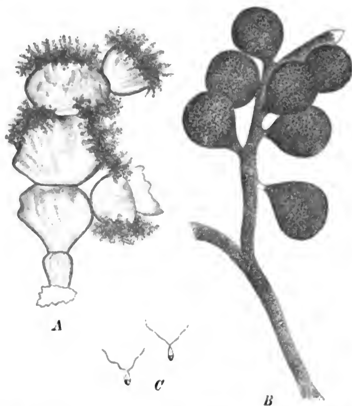


Fig. 187. *Halimeda Tuna* n. Derbès u. Solier (Engler-Pr.). *A* Sproßstück mit seitlich hervorbrechenden Sporangienständen. *B* Sporangienstand. *C* Schwärmer.

das ganze Plasma eines Gliedes hierfür aufgebraucht werde. Jedenfalls erscheinen die Kalkglieder völlig weiß.

Codium selbst ist die einzige Gattung unserer Familie, deren Fortpflanzung einigermaßen bekannt ist. An den Palissadenschläuchen entstehen seitlich (THURET, DERBÈS und SOLIER) annähernd eiförmige Gametangien (Fig. 186, *1*, *2*), welche durch eine Wand von der Mutterachse abgetrennt werden (Fig. 186, *4*, *5*).

Diese Wand wird nach BERTHOLD (Mskr.) wie immer in Gestalt eines dicken Ringwulstes angelegt (Fig. 186, *11*), später aber lagert sich noch (Fig. 186, *12*) eine Zelluloselamelle quer über jenen Wulst.

Man unterscheidet leicht Makrogametangien, welche, intensiv grün, fast schwarz gefärbt, aus ihrem aufquellenden Scheitel große weibliche Gameten entlassen und Mikrogametangien, welche gelb gefärbt sind und unzählige kleine männliche Schwärmer produzieren. Beiderlei Organe pflegen auf verschiedene Individuen verteilt zu sein, doch sind Ausnahmen von dieser Regel nicht selten.

Die männlichen Zellen lassen außer den Geißeln, dem Kern usw. nur ein ganz kleines, verfärbtes Chromatophor erkennen (Fig. 186, *10*), die weiblichen führen zahlreiche Chromatophoren mit Stärke. Der Kern liegt vorn am farblosen Ende (Fig. 186, *7*).

Schon BERTHOLD hatte gezeigt, daß nur dann Keimpflanzen von Codium zu erhalten sind, wenn man männliche und weibliche Exemplare zusammen kultiviert. Ich habe dann im September 1896 die Kopulation in der beistehend skizzierten Weise, die einer weiteren Erörterung kaum bedarf, beobachtet (Fig. 186). Der Austritt der Sexualorgane beginnt nachts zwischen 12 und 1 Uhr; er ist meistens rasch beendet, dauert aber einige Stunden fort, wenn man die Pflanzen wiederholt in frisches Wasser bringt. Die Gameten sanken sehr rasch zu Boden und es war nicht schwer, um die angegebene Zeit alle Verschmelzungsstufen zu finden, wenn man Objektträger auf den Boden der Kulturgefäße legte und dieselben später heraufholte.

Die Zygoten keimen sofort in der bereits S. 299 angegebenen Weise.

Mit diesen Befunden ist die Angabe WENT's, daß die Makrozoosporen allein keimen, nicht in Einklang. Es wird erneut zu prüfen sein, ob etwa wie bei Cutleria zeitweilig Parthenogenesis vorkommt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind für Codium nicht bekannt; bei der großen Masse der produzierten Gameten sind sie jedenfalls entbehrlich.

Völlig rätselhaft ist vorläufig die Fortpflanzung von Udotea. Mit Sicherheit ist an dieser Alge nichts gefunden, was damit zusammenhängen könnte. Einige ältere Angaben sind offenbar ungenau.

Daß die verkalkten Halimeden auch fossil vorkommen, ist kaum wunderbar. STEINMANN's Boneïna z. B. ist eine Form, welche den gerundeten Halimeda-Arten wohl recht nahe steht.

Fossile Codiaceen.

Von Interesse ist in dieser Beziehung auch ein Bericht von SOLLAS und seinen Mitarbeitern. Die isolierten Glieder der an Koralleninseln lebenden Halimeden geraten nach dem Absterben oft in großen Mengen auf den Boden der zwischenliegenden Lagunen und werden in dem Gestein angetroffen, welches sich dort bildete.

Über andere fossile Algen aus unserer Gruppe berichtet ROTHPLETZ.

Literatur.

AGARDH, J. A., Till Algernes Systematik. Nya Bidrag. 5 Afd. Siphoneae. Lunds Universitets Arsskr. 1887. **23.**

ARCANGELI, Su alcune alghe del Gruppo delle Celoblastee. Nuovo Giorn. Botan. Ital. 1874. **6.** p. 174.

ASKENASY, Algen. In Forschungsreise S. M. S. „Gazelle". **4.**

BARTON, E. S., On the forms, with a new species, of Halimeda from Funafuti. Journ. of the Linn. soc. Bot. **34.** p. 479—482.

BERTHOLD, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitteil. der zool. Stat. Neapel 1880. **2.** p. 73.

DERBÈS und SOLIER, Mém. sur quelques points de la physiologie des algues. Supplément au Comptes rendus etc. 1856.

DIXON, H. H., Structure of Codium. Ann. of Bot. 1897. **11.** p. 589.

GIBSON, H. and AULD, H. P., Codium. Liverpool, Marine Biol. Committee. Mem. IV.

HARVEY, W., Nereis boreali-americana III. Smithsonian contribution to Knowledge 1858. **10.**

KÜSTER, E., Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen. Flora 1898. **85.** p. 170.

MURRAY, G., On a new species of Rhizilia from the Mergui Archipelago. Journ. of bot. **24.** p. 127. Transact of Linn. soc. of London Bot. 1888. 2. ser. **2.** p. 225.

— and BOODLE, L. A., A structural and systematical account of the genus Aurainvillea Dcsne. Journ. of bot. 1889. **27.** p. 67.

NÄGELI, C., Neuere Algensysteme. Zürich 1847.

ROTHPLETZ, A., Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und Corallinaceen. Zeitschr. d. d. geolog. Ges. 1891. **43.** p. 295.

SCHMITZ, FR., Über die Bildung der Sporangien bei der Algengattung Halimeda. S.-Ber. d. niederrh. Ges. in Bonn, 14. Juni 1880. **37.** p. 140.

SOLLAS, in: The Atoll of Funafuti. Rep. of the coral reef Committee of the roy. Soc. 1904.

STEINMANN, G., Über Boueïna, eine fossile Alge aus der Familie der Codiaceen. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1899. **11.** p. 62.

THURET, G., Recherches sur les zoospores des algues. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3e sér. **14.** p. 214.

WEBER VAN BOSSE, A., On a new genus of Siphonean Algae: Pseudocodium. Journ. Linn. Soc. Bot. 1896. **32.** p. 209.

WENT, F. A. F. C., Les modes de reproduction du Codium tomentosum. Nederlandsch kruidkundig Archief 1889. 5te Deel.

WORONIN, M., Recherches sur les algues marines Acetabularia et Espera. Ann. des sc. nat. bot. 4e sér. **16.** p. 200.

2. Bryopsidaceae.

Die Familie wird gebildet durch die beiden Gattungen Bryopsis und Pseudobryopsis. Letztere wurde von BERTHOLD (Mskr.) neu aufgestellt; sie unterscheidet sich von der ersteren nur durch die Fortpflanzungsweise, nicht durch den Wuchs.

Die Algen sind in wärmeren Meeren ziemlich reichlich vertreten und dringen auch vereinzelt gegen Norden vor. Sie lieben, nach den Befunden im Mittelmeer zu schließen, Plätze in der Nähe des Wasserniveaus, an welchen mäßig starke Bewegung herrscht. Hier bilden sie ziemlich ausgedehnte Büsche oder Rasen.

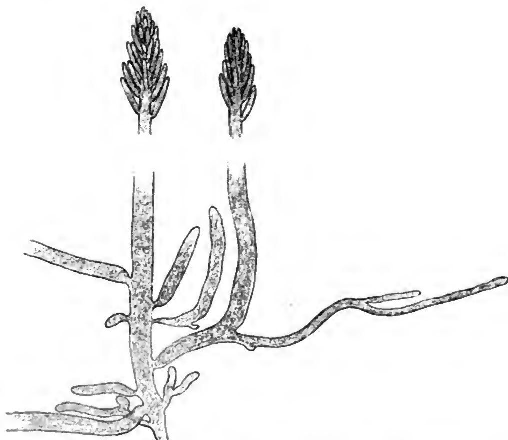
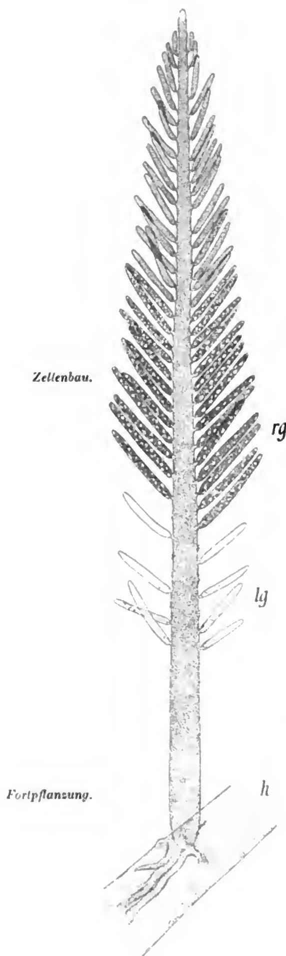


Fig. 188. *Bryopsis* spec. Basis aufrechter Sprosse mit kriechenden Seitenästen. Orig. Präp. GRUBER.

Die aufrechten Sprosse erheben sich von kriechenden, rhizomähnlichen Fäden (Fig. 188), und da sie selber an ihrer Basis wiederum solche entsenden, wird der Rasenwuchs leicht verständlich. *Vegetationsorgane.*

Die Hauptstämme der vertikalen Triebe erreichen oft mehr als Borstendicke, in den unteren Regionen sind sie nackt, in den oberen aber meistens reich verzweigt. Im einfachsten Falle trägt der Stamm nur Kurztriebe, vielfach aber entwickelt er eine oder zwei Generationen von Langtrieben, die dann ihrerseits erst Kurztriebe machen. Da in den Sproßsystemen aller Ordnungen die oberen Zweiglein stets kürzer sind als die unteren, resultiert aus diesem Wachstum ein zierlicher Coniferenhabitus (Fig. 189).



Die Verzweigung erfolgt in vielen Fällen in einer Ebene, doch muß betont werden, daß dies durchaus nicht immer der Fall ist, ja, daß bei der nämlichen Art wohl immer radiäre und bilaterale Verzweigung wechseln kann. Wie weit dabei der Standort mitredet, ist nicht untersucht. Querwände, welche irgendeinen Teil der Pflanze im vegetativen Zustand abgliederten, sind bei Bryopsis nicht vorhanden. Die Hauptachsen wachsen einfach an ihrer Spitze fort und die Seitenorgane treten als knopfförmige Vorstülpungen in die Erscheinung.

Erst wenn bei Bryopsis die Fiedern sich zu Gametangien umwandeln, werden sie durch eine Querwand, die weiter unten zu beschreiben ist, abgegliedert.

Berthold (Mskr.) zeigte aber, daß Pseudobryopsis (Fig. 190) seine Kurztriebe schon im vegetativen Zustande durch basale Querwände abschließt, ebenso wie später die Gametangien.

Zellenbau. Die Bryopsispflanze enthält wie alle Siphonales einen großen Saftraum, welchen ein wandständiges Plasma umgibt. In diesem liegen wieder zahlreiche Chromatophoren, die mit ihren ovalen bis breit spindelförmigen Umrissen und dem großen Pyrenoid in der Mitte recht charakteristisch sind. Die zahlreichen Kerne, welche sich mitotisch vermehren, liegen meistens in den von den Chloroplasten gelassenen Lücken.

Noll fand im Zellsafte schwimmend kugelige Körper, welche Eiweißreaktionen geben und wohl Reservestoffe darstellen. Dieser Autor zeigte auch, daß sie bei Verwundungen aus den Schläuchen heraustreten, und daß event. unter ihrem Schutze die Neubildung der Wand statthat. Küster's Meinung, die Kugeln würden erst bei Verletzung gebildet, erweist Noll als unrichtig.

Neben diesen Kugeln findet Noll noch spindelige Körper, die event. büschelig vereinigt sein können. Auch sie dürften aus Eiweiß bestehen.

Fortpflanzung. Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Bryopsideen kaum bekannt, um so reichlicher setzt die geschlechtliche — im Mittelmeer gewöhnlich in den Frühlingsmonaten (Februar-April) — ein. Schon Thuret fand die größeren weiblichen, Pringsheim

Fig. 189. *Bryopsis cupressoides.* Orig. Gefiederter Seitensproß, welcher am Hauptsproß (*h*) einige Rhizoiden gebildet hat. *rg* reife Gametangien. *lg* leere Gametangien.

später die kleinen männlichen Gameten. Ihre Kopulation freilich fand zuerst BERTHOLD im Jahre 1880, und ohne von seinen (nicht publizierten) Beobachtungen Kenntnis zu haben verfolgte ich den Prozeß im Jahre 1896.

Die Gameten sind spitz birnförmig, sie besitzen zwei Wimpern; die weiblichen, zirka dreifach so groß als die männlichen, führen am Hinter-

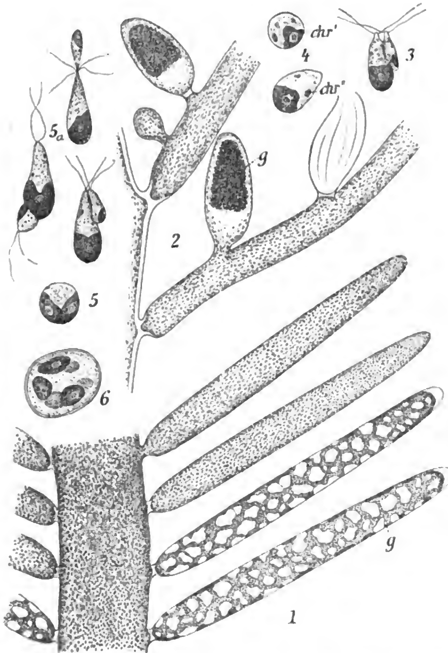


Fig. 190. *1 Bryopsis cupressoides.* Stück eines Sprosses mit fast reifen Gametangien (*g*). Orig. *2 Pseudobryopsis.* Fiederzweige mit Gametangien. Orig. BERTHOLD. *3* Kopulation der Gameten. Orig. BERTHOLD. 5_a dasselbe. Orig. OLTMANNS. *4* Zygoten, kurz nach der Verschmelzung. *chr'* Chromatophor des Weibchens. *chr''* Chrom. des Männchens. *5* Zygote, welche bereits ihr Chromatophor verdoppelt hat. *6* Keimung derselben.

ende ein ziemlich großes Chromatophor mit einem Pyrenoid, während die männlichen nur einen ganz kleinen, gelblichen Chloroplasten besitzen (Fig. 190, *3*, *5a*).

In feuchten Kammern, in welche je ein männliches und ein weibliches Exemplar von Bryopsis plumosa eingebracht war, beobachtete ich den Austritt

der Gameten bei Tagesgrauen (etwa um 5 Uhr). Die Weibchen waren allein mäßig lebhaft, sobald aber auch männliche Schwärmer frei geworden waren, begann eine wilde Bewegung. Diese wurde aber bei vielen Weibchen bald wieder etwas gehemmt, weil ihnen helle Körperchen — die männlichen Gameten — anhafteten. Setzt man nämlich in diesem Moment Jod hinzu, so findet man die ersten Kopulationsstadien, wie sie in Fig. 190, *3* u. *5a* wiedergegeben sind. Besonders häufig ist die Verschmelzung an der Spitze, doch kann die Vereinigung überall statthaben.

Berthold konnte das Ausschlüpfen der Gameten durch Verdunkelung auf eine spätere Tageszeit verlegen; er sah die Kopulation, wenn er die anfänglich getrennten männlichen und weiblichen Schwärmer mit einer Pipette in irgend einem Gefäß vereinigte.

Nach der Vereinigung beider Schwärmer, die an sich nichts besonderes bietet, die im übrigen bei Br. cupressoides, plumosa und Pseudobryopsis nachgewiesen wurde, rundet sich das Kopulationsprodukt ab, und diese Zygote kann alsbald keimen (Fig. 190, *5*, *6*).

Berthold sah dann auch, daß die ursprünglich einfachen Keimschläuche auf dem Substrat hinkriechend sich verzweigen, und konnte an jungen Pflanzen im Freien sehen, daß sich aus ihnen später die „Pennulae“ erheben.

Andeutungen der Kopulation sah wohl schon Pringsheim. Thuret aber behauptet, daß die großen Schwärmer direkt keimen. Ob der exakte Beobachter die Männchen übersehen hat, ist nicht zu sagen, auch Parthenogenesis wäre ja nicht ausgeschlossen. Das letztere erwähne ich, weil in meinen Kulturen unbefruchtete Weibchen sich abrundeten und bis zu 8 Tagen am Leben blieben (sie scheinen sogar eine zarte Membran auszuscheiden) und weil außerdem nicht alle weiblichen Gameten genau gleich waren: etwas größere und ein wenig langsamer bewegliche fanden sich neben kleineren und rascheren. Die Unterschiede in der Bewegung und auch in der Lichtempfindlichkeit waren deutlich, aber nicht sehr erheblich. Weiteres konnte ich nicht verfolgen.

Die Gameten entstehen bei Bryopsis in den als Kurztriebe ausgebildeten Fiederästen (Fig. 189 u. 190). Der Prozeß beginnt an den relativen Hauptästen unten und schreitet gegen die Spitze vor; es reifen meistens mehrere (5—10) Fiederpaare gleichzeitig, dann folgt eine Pause von einigen Tagen, worauf wieder eine ähnliche Zahl von Gametangien entleert wird. In dieser Weise werden dann im Laufe des Frühlings fast alle Kurztriebe verbraucht.

Bryopsis Penicillum und Br. Halymeniae zeichnen sich nach Berthold (Mskr.) dadurch aus, daß bei ersteren der untere, bei letzteren der obere Teil des Stammes an der Gametenbildung teilnimmt.

In diesem Punkt unterscheidet sich aber Pseudobryopsis myura Berth. Mskr. (Bryopsis myura Ag.) scharf von Bryopsis, denn hier entstehen die Gameten nicht in den ziemlich langen, allseitig entwickelten Kurztrieben, sondern in ei-birnförmigen Gametangien, welche aus den unteren Fiedern nahe an deren Basis seitlich hervorsprossen (Fig. 190, *2*) und denen von Codium ungemein gleichen.

Bei den meisten Bryopsideen sind männliche und weibliche Organe auf verschiedene Individuen verteilt, doch macht Berthold darauf aufmerksam, daß Br. pulvinata einhäusig ist und sogar in ein und derselben Fieder, auf verschiedene Regionen verteilt, Männchen und Weibchen entwickeln kann.

Die Umbildung der Fiedern zu Gametangien beginnt mit Herstellung

einer Wand, welche diese Organe von der Hauptachse trennt. Nach Strasburger kann das in derselben Weise geschehen wie bei den Codium-Gametangien (Fig. 186 S. 299) oder aber durch Vermittelung des üblichen Ringwulstes (Fig. 178 S. 292). Bei Pseudobryopsis greift nach Berthold der letzte Modus Platz.

Im Innern des jungen Gametangiums schreitet die Anhäufung von Protoplasma, welche schon vor dessen Abtrennung sichtbar war, auch nachher noch erheblich fort; besonders an der Spitze wird dieselbe recht ansehnlich, während die zentrale Vakuole etwas gegen die Basis rückt. Späterhin verteilt sich die Plasmamasse mit ihren Einschlüssen überall gleichmäßig um die Vakuole, und dann sieht man vereinzelt helle Flecken auftreten, welche sich aber bald vermehren, d. h. Plasma, Kerne und Vakuolen ordnen sich zu einem dicksträngigen Netzwerk (Fig. 190, *1*), das bisweilen ziemlich weit in das Lumen hineinragt — schon Pringsheim beobachtete dasselbe. Diese Netze sah ich in Neapel im Laufe des Mittags oder Nachmittags, dann war abends und in der Nacht äußerlich keine wesentliche Veränderung sichtbar, aber zweifellos vollzog sich jetzt während dieser Zeit die Differenzierung der einzelnen Schwärmer, denn gegen Morgen sieht man deren Umrisse deutlich, bald beginnen sie zu „wackeln“, die Bewegung wird lebhafter, die netzförmige Anordnung wird aufgegeben, die ursprünglich in Einzahl vorhandene große Vakuole zerfällt in einige Stücke, welche durch den Stoß der durcheinander zappelnden Gameten oft mit in Bewegung geraten (besonders wenn der Austritt etwas verzögert wird). Inzwischen ist es meistens Tag geworden, die Membran des Gametangiums öffnet sich durch Verquellen an der Spitze und die Gameten treten heraus.

Über die Veränderungen in den Kernen, welche mit der Gametenbildung verknüpft sind, ist wenig bekannt. Einzelnes ist noch im allgemeinen Abschnitt über Schwärmerbildung enthalten.

Die Vakuole der männlichen Gametangien enthält, wenn auch nicht immer, so doch meistens einen roten Farbstoff (Phycoerythrin?). Ihm ist im Zusammenwirken mit der gelblichen Farbe der männlichen Gameten die auch äußerlich leicht sichtbare Zinnoberfärbung der männlichen Organe zuzuschreiben. Die weiblichen Gametangien sind auf älteren Stadien an einer dunkelgrünen, etwas ins Blaue oder Graue übergehenden Färbung erkennbar.

Nach der Entleerung der Gametangien fallen bei Bryopsis die leeren Hüllen (Fig. 189) ab, bei Pseudobryopsis werden die ganzen Fiederäste entfernt, welche jene Organe tragen. Die Loslösung erfolgt stets in der basalen Querwand. Die ehemaligen Ansatzstellen bleiben als Narben sichtbar (Fig. 189).

Eine ungeschlechtliche Vermehrung kann bei Bryopsis durch die Fiederästchen erfolgen. Diese lösen sich nach Noll unter Bildung der üblichen Pfropfen ab, treiben eine Zeitlang in der See umher, und wenn sie an irgend einem Substrat gestrandet sind, keimen sie aus. Auch Wright erwähnt ähnliches. Wenn ich ihn recht verstehe, würden solche Zweiglein zu unregelmäßigen, gewundenen Schläuchen auskeimen, in diesem Stadium den Winter überdauern und im nächsten Jahre weiter wachsen.

Ob das der einzige Überwinterungsmodus ist, ist mir allerdings fraglich; ich halte es für sicher, daß eine große Zahl der kriechenden Fäden (Fig. 188) ausdauert, welche von der Basis der vertikalen Sprosse ausgehen. Das geht u. a. aus Wright's Angaben hervor.

Über mancherlei physiologische Versuche, zu denen Bryopsis verwandt wurde, berichte ich im allgemeinen Teil.

Literatur.

KÜSTER, E., Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 77.
NOLL, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. der Senckenberg. natf. Ges. zu Frankfurt a. M. 1890. **15.** p. 147.
—— Die geformten Proteine im Zellsaft von Derbesia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 303.
—— Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Zentralbl. 1903. **23.** p. 281.
PRINGSHEIM, N., Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung Bryopsis. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1871. Ges. Abh. **1.**
STRASBURGER, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl.
THURET, Recherches sur les zoospores des Algues. Ann. des sc. nat. bot. 1850. 3e sér. **14.**
WRIGHT, Winter state of Bryopsis plumosa. Quart. journ. of mior. soc. 1879. **19.** p. 121.

Derbesiaceae.

Die oben genannte Familie mit der einzigen Gattung Derbesia schließe ich, wie es so üblich, an die Bryopsideen an, obwohl eigentlich kein sicherer Nachweis vorhanden ist, daß nahe verwandtschaftliche Beziehungen gegeben sind.

Die Derbesien leben in wärmeren Meeren, wandern aber auch in einzelnen Vertretern bis in die polaren Regionen.

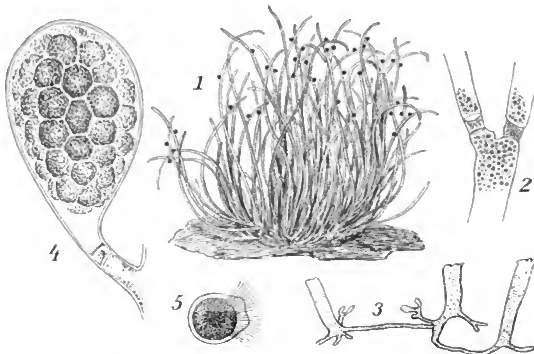


Fig. 191. *1 Derbesia Lamourouxii.* Orig. *2* Astbasis von *Derb. marina* Kjellm. n. KJELLMAN. *3* „Rhizom" von *Derb. Lamourouxii.* Präp. GRUBER. *4* Zoosporangium von *Derb. marina.* Orig. KUCKUCK. *5* Zoospore n. SOLIER.

Wie bei Bryopsis haben wir zunächst (Fig. 191, *3*) kriechende Sprosse, oft mit unregelmäßigen Einschnürungen, von welchen sich dann vertikale Triebe in großer Menge erheben, so daß Rasen (Fig. 191, *1*) von ziemlich dichtem Wuchs zustande kommen. Die aufrechten Fäden sind bei einigen Arten derb, borstig (D. Lamourouxii), bei anderen (D. tenuissima) zarter; sie verzweigen sich ziem-

lich unregelmäßig, bald spärlich, bald etwas reichlicher. Auffallend ist, daß die Äste an ihrer Basis durch Doppelwände abgeschlossen werden (Fig. 191, *2*), welche eine kleine Zelle einschließen. Letztere scheint alle Bestandteile einer normalen Zelle zu enthalten.

Die Fäden haben alle von Bryopsis her bekannten Bestandteile, auch die oben erwähnten Eiweißkugeln usw. Auffallend ist auch die ungemeine Ähnlichkeit unter den Chromatophoren der beiden Gattungen.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Zoosporen (Fig. 191, *5*). Diese sind ziemlich groß, am Vorderende abgeflacht und mit einem Kranz von Cilien versehen. Sie besitzen nur einen Zellkern.

Die Zoosporangien stellen große, keulige Körper dar, welche als seitliche Ausstülpungen der grünen Fäden entstehen und von diesen wieder durch Doppelwände abgeschnitten werden (Fig. 191, *4*), nachdem viel Plasma eingewandert war. Das durch die Doppelwände begrenzte Zellchen kann sich noch etwas vergrößern. Dabei entsteht in der Membran ein Ringriß, der an Oedogonium entfernt erinnert.

Die jungen Zoosporangien enthalten viel mehr Kerne, als später Schwärmer gebildet werden. BERTHOLD zeigte, daß eine Kernverschmelzung statthat. Jeder Zoosporenkern stellt das Produkt mehrerer Nuclei dar.

Das hier Vorgetragene basiert wesentlich auf den Angaben von SOLIER (1847). BERTHOLD fügte Beobachtungen über die Kerne hinzu, KJELLMAN beschrieb neuerdings die Derb. marina. Natürlich finden sich noch mancherlei Notizen in den Floren, allein weder diese, noch die oben genannten Autoren geben Auskunft über das Schicksal der Zoosporen, und so kann man nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob jene Organe den Namen wirklich verdienen. Es bedarf erneuter Kulturversuche. Sie müssen auch entscheiden, ob die Derbesia nicht doch in den Entwickelungsgang einer anderen Siphonee hineingehöre.

Literatur.

BERTHOLD, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitteil. d. zool. Stat. Neapel 1880. **2.**

KJELLMAN, F. R., Derbesia marina från Norges Nordkust. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handl. 1897. **23,** 3. Nr. 5.

SOLIER, A. J. J., Mém. sur deux algues zoosporées devant former un genre distinct, le genre Derbesia. Ann. sc. nat. bot. 1847. 3e sér. **7.** p. 157.

3. Caulerpaceae.

Bei aller Mannigfaltigkeit in der äußeren Erscheinung haben doch die Caulerpaceen, nur vertreten durch die berühmte Gattung Caulerpa (denn AGARDH's Chlorodictyon ist nach KRAMER eine Flechte), ein leicht zu erkennendes und anzugebendes Merkmal: Die Pflanzen sind im Innern nicht durch Zellwände gegliedert, statt dessen durchziehen annähernd quer verlaufende Zellstoffbalken den von Plasma und Zellsaft erfüllten Innenraum.

Caulerpa prolifera dürfte die am weitesten nach Norden gehende Form sein, sie kommt reichlich im Mittelmeer vor, außerdem aber auch in Westindien usw., die übrigen zahlreichen Arten sind noch mehr an warme Meere gebunden; die eigentliche Heimat der Caulerpen sind die gesamten Tropengebiete. In diesen werden nach WEBER VAN BOSSE Caul. peltata und C. macrodisca als Gemüse verzehrt.

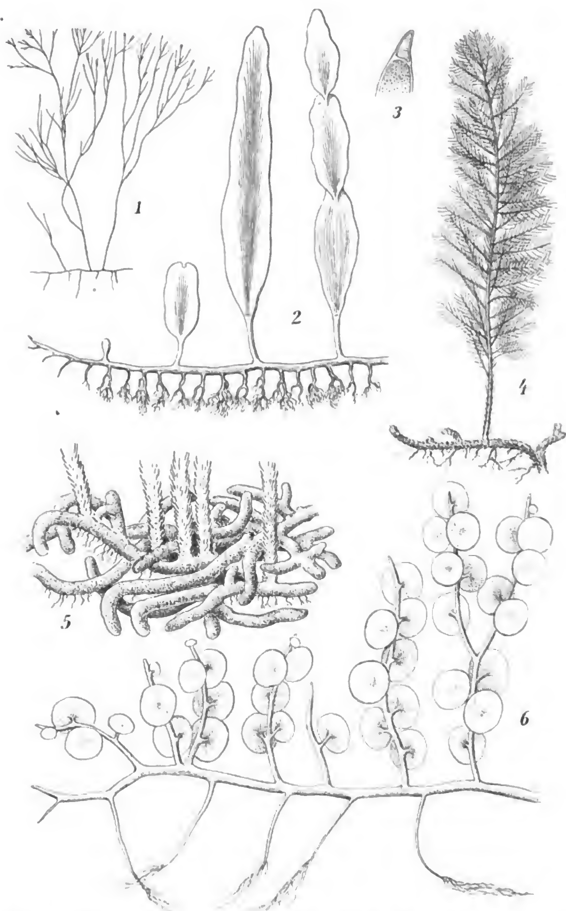


Fig. 192. *Caulerpa* n. Reinke. *1 C. fastigiata.* *2 C. prolifera.* *3 C. hypnoides.* Spitze eines „Blattes". *4 C. obscura.* *5 C. hypnoides.* Rhizom. *6 C. macrodisca.*

Von Caulerpa prolifera weiß man, daß sie in geringer Tiefe des Meeres oft ausgedehnte Wiesen bildet; ihr Rhizom kriecht z. B. im Golf von Pozzuoli, bei Bajae usw. im schlammigen oder sandigen Grunde. Betreffs der tropischen Caulerpen fließen die Angaben sehr spärlich. Aus einer Bemerkung der Frau Weber van Bosse geht hervor, daß die Caulerpen an den Korallenriffen Indiens bei Ebbe leicht erreichbar sind, und G. Karsten bestätigt mir brieflich, daß sie auch dort in Sand und Schlamm wachsen. Das läßt sich auch schon aus vielen Herbariumexemplaren erraten, die unter anderen Umständen wohl kaum so intakt zu uns kommen würden. Möglich wäre, daß Formen wie Caulerpa hypnoides u. a. eine abweichende Lebensweise haben.

Die erste gründliche Beschreibung des Aufbaues von Caulerpa prolifera finden wir bei Nägeli; eine sorgfältige Monographie der ganzen Gattung lieferte Weber van Bosse und Reinke gab, zum Teil auf Grund jener, eine übersichtliche Darstellung der Morphologie unserer Gattung, verbunden mit guten Zeichnungen. Im übrigen werden die Caulerpen so häufig in den verschiedensten Schriften erwähnt, daß es kaum möglich ist, das alles hier zu berücksichtigen.

Habitus. Die einfachste Form ist Caulerpa fastigiata (Fig. 192, *1*). Ein fadenförmiges Rhizom entsendet nach unten Rhizoide, nach oben fädige, unregelmäßig verzweigte Sprosse, ähnlich einer Vaucheria oder Derbesia. Die Zugehörigkeit zur Gattung Caulerpa ergibt sich fast ausschließlich aus dem Vorhandensein von Fasern (s. unten), welche das Lumen der Fäden durchziehen. C. verticillata besitzt gleichfalls noch einen fädigen Bau der hier allerdings reich wirtelig verzweigten Assimilationssprosse. Bei Caulerpa prolifera tritt uns dann derjenige äußere Aufbau entgegen, welchen wir als den typischen (ob mit Recht?) zu betrachten gewöhnt sind (Fig. 192, *2*). Eine in der Regel farblose, kriechende Hauptachse treibt in das Substrat farblose Rhizoiden, nach aufwärts erheben sich aus demselben grüne, kurz gestielte Flachsprosse. Das Rhizom ist verzweigt, Rhizoiden wie Flachsprosse entwickeln sich meistens akropetal, doch ist keineswegs die Einschiebung jüngerer Seitenorgane zwischen die älteren ausgeschlossen. Die Flachsprosse, Assimilatoren nennt sie Reinke nicht unzweckmäßig, tragen im Jugendstadium eine herzförmige Vertiefung (Fig. 192, *2*) — den Vegetationspunkt — an ihrem Scheitel, später wird dieselbe verwischt. Die Assimilatoren können durch Austreiben auf der flachen Seite neue Flachsprosse erzeugen; diese Prolifikationen pflegen etwas seitlich von der Mittellinie hervorzutreten. Wenn sie zahlreich sind, bilden sie bisweilen zwei Zeilen.

An C. prolifera reihen sich mancherlei Formen an, deren Assimilatoren ein- bis mehrfach, meistens in einer Ebene, verzweigt sind. Einen derartigen Typus stellt Caulerpa obscura dar, welche, wie Reinke hervorhebt, einer Hottonia nicht unähnlich sieht (Fig. 192, *4*). Es folgen andere Gestalten, welche unmöglich hier alle zu beschreiben sind. Ich verweise dieserhalb auf Weber van Bosse und Reinke. Die von den Autoren gewählten Namen: Caulerpa hypnoides, cupressoides, taxifolia, Lycopodium, Selago, cactoides, sedoides usw. treffen meist schlagend den Habitus dieser Gewächse, und die in Fig. 192, *6* abgebildete C. macrodisca könnte man event. als C. Cotyledon bezeichnen. Mit anderen Worten, die Gestalt höherer Pflanzen aus verschiedenen Klassen wird kopiert und die Nachahmung geht so weit, daß auch die Vegetationspunkte der verschiedenen Caulerpa-Arten denen von Phanerogamen wenigstens äußerlich im Umriß und in der Ausgestaltung der Seitenglieder ungemein ähnlich werden.

Bei einigen der Artengruppen treten sogar stark mit schuppen resp. zapfenartigen Vorstülpungen versehene Rhizome auf, welche in ihrem Aussehen von den Hauptachsen der C. prolifera stark differieren (Fig. 191, *5*).

Reinke macht nun besonders darauf aufmerksam, daß unter den Caulerpen Formen auftreten, die wir als Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise auf dem Lande aufzufassen gewöhnt sind, z. B. kommen Caulerpen von xerophilem Habitus vor. Bei Landgewächsen dieser Art treten, das weiß jeder, meistens Feuchtigkeitsverhältnisse und ähnliches als formbestimmende Faktoren klar zutage, während unsere Caulerpen unter eminent gleichmäßigen Bedingungen des Lichtes, der Temperatur usw. in den Tropenmeeren leben, in welchen naturgemäß die Feuchtigkeitsfrage vollends entfällt. Reinke sieht demnach in den verschiedenen Gestalten der Caulerpen lauter Anpassungen an das Lichtleben im Wasser. „Jede Art ist ein Spezialfall dieser Anpassung". Das läßt sich ja hören, allein ehe man dem allen zustimmt, müßte man einmal genauer die einzelnen Arten am Standort selbst untersuchen, denn es ist klar, daß Reinke nicht alle Faktoren (z. B. die Wasserbewegung) hinreichend gewürdigt hat.

Erweist sich so die gesamte Gattung ungemein vielgestaltig, so sind es auch die einzelnen Arten; fast jede bildet eine Anzahl von Varietäten und auch von Standortsformen, der Wechsel der Gestalt ist am gleichen Individuum bemerkbar; radiäre und bilaterale Kurztriebe können gleichwertig an derselben Pflanze vorkommen.

Ich habe oben von Rhizomen, Rhizoiden und Flachsprossen gesprochen, weil mir das die am nächsten liegende Bezeichnung zu sein scheint, mit der man zum mindesten auskommt, unter der Voraussetzung nämlich, daß die Caulerpen von einfacheren, „thallösen" Formen abstammen, die allmählich eine solche Gliederung erfahren haben. Will man die Flachsprosse usw. dann nach ihrer Funktion mit Reinke Assimilatoren nennen, so scheint mir dem nicht viel im Wege zu stehen. Die auch für unsere Gattung viel gebrauchten Ausdrücke „Stamm", „Blatt" usw. wollen mir trotz Sachs u. a. minder einleuchten. Doch läßt sich darüber hier in Kürze kaum diskutieren.

Fortpflanzung. Die Fortpflanzung der Caulerpen ist noch recht unbekannt. Die verschiedensten Beobachter haben in den verschiedensten Jahreszeiten nach Schwärmern oder irgend etwas ähnlichem gesucht, aber nichts gefunden. Einige ältere, halbwegs positive Angaben sind kaum zuverlässig. So wird denn mit Vorliebe angenommen, daß die Caulerpen die Fähigkeit zur Bildung solcher Organe verloren haben. Das ist plausibel und naheliegend; allein man wird doch unter Hinweis auf die Lycopodiumprothallien gut tun, Vorsicht zu üben. Man müßte zunächst wohl noch eingehender in den Tropen und bei Neapel im Hochsommer suchen. Gerade dann aber pflegen die Botaniker nicht am Mittelmeer zu weilen.

Nach mehrfachen Angaben werden zu gewissen Zeiten die grünen Sprosse der Caulerpa prolifera abgeworfen, sodaß nur die farblosen, kriechenden Teile, durch den Meeresboden gedeckt, übrig bleiben würden. Auch für indische Caulerpen giebt Weber van Bosse an, daß sie zeitweilig der Beobachtung entschwinden. Die Sache bedarf aber jedenfalls für C. prolifera noch der Prüfung, denn die Berichte differieren zum mindesten nicht unwesentlich bezüglich der Monate, in welchen Wachstum resp. in welchen Ruhe statthat. Berthold gibt als Wachstumsperiode Winter bis Hochsommer an. Das entspricht wohl am ersten der Wirklichkeit.

Caulerpa vermehrt sich (wie die Moose) reichlich dadurch, daß die stark verzweigten Rhizome von rückwärts absterben, außerdem sind aber die abgerissenen Assimilatoren in der Lage, zu neuen Pflanzen auszuwachsen. Auf dem ersten Wege kommt wohl hauptsächlich die Besiedelung größerer zusammenhängender „Wiesen“ zustande, auf dem zweiten die Verbreitung über entferntere Meeresabschnitte. JANSE fand z. B. nach einem stürmischen Frühling an verschiedenen Stellen des Golfes von Neapel zahlreiche abgerissene und von dem ursprünglichen Standort weit fortgetriebene Flachsprosse, welche ausgiebig neue Pflanzen entwickelten. Auch in der Kultur erzielt man aus abgeschnittenen grünen Trieben neue Anlagen. WAKKER z. B. stellte derartige Stecklinge vertikal und fand dann immer an der morphologischen Basis erst kleine Rhizoiden, später Rhizome. Er schließt daraus auf eine Polarität wie bei Weidenzweigen usw. JANSE bestätigte das. Nach NOLL dürften indes solche Versuche nicht ganz ausreichend gewesen sein, denn dieser Autor beobachtete, daß flach gelegte Assimilatoren sowohl neue Flachsprosse als auch neue Rhizome stets auf der beleuchteten Seite bilden, mochte das Licht von oben oder unten einfallen. Für die kriechenden Hauptachsen gilt ähnliches, die blattähnlichen Sprosse entstehen immer aus der beleuchteten Seite. Auch KLEMM sah in Versuchen mit ganzen Pflanzen flache Sprosse auf den älteren Trieben nur im Licht entstehen, im Dunkeln entwickeln sich gerundete Achsengebilde, welche vertikal aufgerichtet und negativ geotropisch waren — ähnlich wie das für Cacteen bekannt ist. Das Ganze bedarf wohl noch erneuter Prüfung, da alle Beobachter nach etwas verschiedenen Methoden arbeiteten und auch wohl nicht immer ganz normal wachsende Pflanzen vor sich hatten.

Innerer Bau.

Die Struktur der Caulerpen wurde nach NÄGELI von NOLL, STRASBURGER, SCHMITZ, DIPPEL, JANSE u. a. untersucht.

Das Auffallendste an der Alge sind die mehrfach erwähnten Zellulosebalken, welche die durch keine Zellwand gekammerten Hohlräume des Thallus durchsetzen. In den Rhizoiden fehlen sie oder sind doch nur schwach entwickelt; in den kriechenden, runden Teilen (Fig. 193, *1*) verlaufen sie annähernd radiär, sind aber besonders im Zentrum durch Anastomosen usw. fast ganglienartig verbunden. In den flachen Assimilatoren gehen die Balken der Hauptsache nach senkrecht von Fläche zu Fläche (Fig. 193, *2*), natürlich auch nicht ohne miteinander in Verbindung zu treten. Flache wie runde Sprosse aber verbinden ihre Querbalken durch längs verlaufende Strebepfeiler. Solche sind besonders in den Assimilatoren (Fig. 193, *2*) in mehreren Reihen sichtbar. Die äußersten stehen der Zellwandung so nahe, daß sie dieselben fast oder ganz berühren.

Die ziemlich dicke Zellwand trägt zu äußerst eine Cuticularschicht, welche gegen die Balken ein wenig einwärts vorspringt. Die Membran selbst ist sehr deutlich geschichtet und Fig. 193, *6* ergibt sofort, daß die Schichten sich, wenn auch etwas verschmälert, auf die Balken fortsetzen. DIPPEL zeigte das zuerst im Gegensatze zu NÄGELI. Die Sache ist leicht verständlich, wenn man berücksichtigt, daß an den wachsenden Scheiteln Membran und Balken noch ganz dünn sind (s. unten). An diese wird nach NOLL neue Substanz einfach angelagert. NOLL schließt das aus seinen Versuchen, in welchen die Membranen nach bestimmtem Rezept mit Berliner Blau imprägniert wurden. Die Pflanzen wuchsen trotz der Imprägnierung normal weiter und lagerten an die farbigen Lamellen neue farblose an. Mögen nun auch gegen NOLL's Verfahren Einwände möglich sein, so

werden die obigen Schlüsse doch durch STRASBURGER's Fig. 193, *3*, *4* bestätigt. Die Längsfasern, von welchen wir oben sprachen, werden, falls sie die Wand berühren, häufig von jüngeren Schichten eingeschlossen.

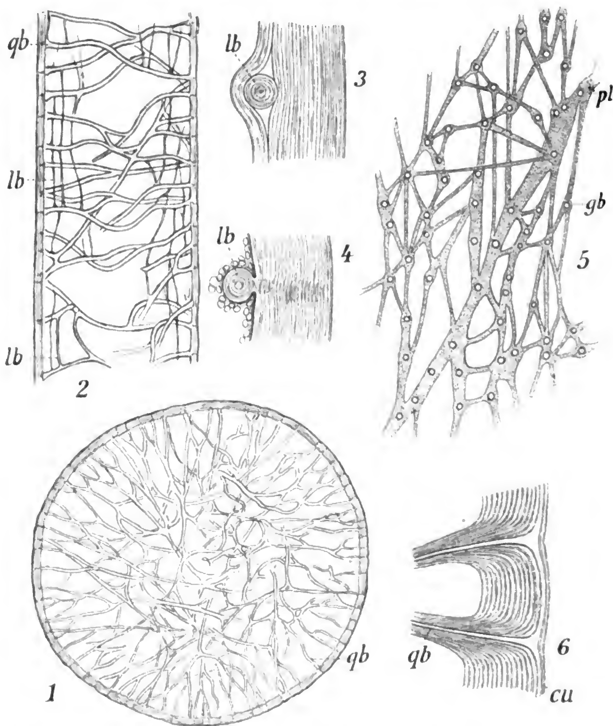


Fig. 193. *Caulerpa prolifera.* Orig. und n. STRASBURGER, JANSE, DIPPEL. *1* Querschnitt des kriechenden Sprosses, etwas schematisiert. *2* Längsschnitt des „Blattes". *3*, *4* Querschnitt durch Stücke der Membran. *5* Plasmastränge des Flachsprosses aus einem Schnitt parallel zur Fläche desselben. *6* Querschnitt eines Wandstückes. *qb* (*gb*) Querbalken. *lb* Längsbalken. *cu* Cuticula. *pl* Plasma.

Das ist also ein regelrechtes Appositionswachstum der Membranen. Dasselbe äußerte sich auch in NOLL's Versuchen an den wachsenden Spitzen und zwar dadurch, daß die äußeren Wandschichten einfach gesprengt

wurden, während die jüngeren aus ihnen hervortraten. Nicht bloß die Berliner-Blau-Sprosse verraten das, sondern auch andere, die auf natürlichem Wege mit fremden Körpern, Algen usw., inkrustiert sind. Im übrigen ist hier nicht der Ort, um auf diese Frage weiter einzugehen.

Wir sprachen von Zellulosebalken; das ist vielleicht nicht ganz genau. Zellwand und Balken geben nach Correns auch bei sehr energischer Behandlung keine Zellulosereaktion, während Noll eine solche bemerkt zu haben glaubt. Correns erhielt bei sukzessiver Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure und Wasser Sphärokristalle, welche zweifellos der Hauptmasse der Membran entstammen. Correns glaubt sogar, daß neben dieser keine andere Substanz in wesentlichen Mengen in der Membran zugegen sei. Die erhaltenen Sphärokristalle sind doppelbrechend. Schon das unterscheidet sie von den Zellulosekristallen Gilson's u. a., denen sie sonst ähnlich sind. Sie zeigen mit Jod und Schwefelsäure usw. nur eine gelbe Färbung.

Die Balken entstehen an der Spitze der wachsenden Sprosse — und nur dort — aus dem dicht gehäuften Plasma, das sich zum Teil zu hellen Strängen differenziert hat. In diesen Strängen finden sich nach Strasburger, fast genau so wie bei der Anlage von Zellwänden, zuerst Mikrosomenreihen, welche später in dünne Balken übergehen. Janse bestätigt die Anlage von Balken im Innern der Plasmastränge. Nach ihm werden dieselben aber nicht immer gleichmäßig angelegt, sondern können zunächst mit einem oder gar beiden Enden frei sein, um sich später erst mit der Außenwand zu verbinden. Die jungen Balken liegen an den Vegetationspunkten sehr dicht. Mit dem Wachstum der Zelle erhalten sie größere Entfernungen, welche zuletzt konstant bleiben.

Die Funktion der Zellstoffbalken ist nicht in jeder Richtung klar. Janse macht zunächst darauf aufmerksam, daß durch den Turgor Membran und Balken von Caulerpa gespannt seien derart, daß bei Aufhebung desselben die Membran um 3—10%, die Balken im Flachsproß um 7—18% verkürzt werden. Die Spannung differiert natürlich in den verschieden alten Teilen der Pflanze, wie Janse das des näheren auseinandersetzt. Janse durchschnitt nun einen Teil der Balken im „Blatt" und gewahrte dann eine starke Aufblähung desselben. Daraus schließt er, daß die Balken dazu bestimmt seien wie gespannte Seile den flachen Organen der Caulerpen die Form zu wahren, indem sie verhüten, daß diese durch den Turgor abgerundet werden. Das leuchtet ein für blattartige Gebilde, muß aber nicht notwendig Geltung haben für zylindrische bis kugelförmige Gestalten. Valonia wahrt ihre Form auch ohne Balken, und das wäre sicher bei allen Rhizomen ebensogut möglich wie bei den runden Sprossen der Caulerpa fastigiata u. a.

Demnach muß es zweifelhaft sein, ob die Balken, teleologisch ausgedrückt, allein für diesen Zweck gebildet sind.

Die älteste Annahme, daß die Balken das Innere gegen einen Druck von außen her aussteifen, dürfte durch Noll u. a. widerlegt sein. Schon der Umstand, daß sie durch den Turgor gespannt sind, spricht dagegen.

Noll hat dann gefunden, daß Salzlösungen sehr rasch und leicht durch die Balken vordringen, rascher als durch das Plasma; er schließt daraus, daß dieselben bestimmt sind, den Austausch gelöster Stoffe zu erleichtern. Seine Auffassung hat nicht gerade viel Anklang gefunden; ich vermag sie auch nicht ganz zu teilen.

Neben den Balken beschreibt Correns noch Zapfen, welche in das Zellumen ein Stück weit hineinragen. Sie werden offenbar ziemlich spät

gebildet. Weber van Bosse mißt ihnen nicht die systematische Bedeutung bei, die Correns ihnen zuschreiben möchte.

Wir haben, wie üblich, gesagt, Caulerpa bilde keine Querwände. Ganz genau ist das nicht. Caulerpa hypnoides u. a. bilden auf ihren Sprossen kurze Fortsätze, die zum Teil als Niederblätter bezeichnet sind. Nach Reinke werden nun die Spitzen solcher Gebilde durch eine Querwand abgegliedert, etwa so wie das Fig. 192, *3* wiedergibt. Man kann wohl annehmen, daß die abgeschnittenen Zellen fast funktionslos sind. Vielleicht sind sie aber nicht wertlos für die Erkenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge unter den Siphoneen. Diese behandeln wir hier aus verschiedenen Gründen nicht, sondern verweisen auf das Kapitel Verwandtschaften.

Das Plasma kleidet die verschiedenartigen Organe zunächst in Gestalt einer Wandschicht aus, überzieht aber auch alle Zellstoffbalken und sammelt sich an den Vegetationspunkten in dichten gelblichen Massen an. Außerdem aber spannen sich ungemein zahlreiche Protoplasmastränge frei durch die Vakuolen von Balken zu Balken (Fig. 193, *5*). Trotz vielfacher Anastomosen verlaufen sie der Hauptsache nach in der Längsrichtung der Sprosse (also senkrecht zur Mehrzahl der Balken). Sie passieren die engeren Stellen an der Basis der Prolifikationen und breiten sich wieder in diesen aus.

Da die Plasmastränge alle Balken umgreifen, kann ich mich mit Reinke des Eindruckes nicht erwehren, als ob die letzteren als feste Stützen für die immerhin zarten Plasmamassen eine nennenswerte Rolle spielen. Sie ersetzen also insofern die Zellwände, als sie mit für eine Verteilung des Plasmas durch den ganzen Innenraum der Pflanze sorgen, welche ohne diese kaum möglich wäre; denn die große Vakuole in den Valoniasprossen wird nicht von Plasma-Strängen oder -Lamellen durchsetzt.

Die Lage der Stränge dürfte annähernd konstant bleiben, solange nicht wesentliche Veränderungen in Form und Umriß des einzelnen Caulerpasprosses einsetzen, dagegen werden sie modifiziert bei Neuanlage von Prolifikationen, durch Verwundungen usw., wie das Janse eingehender schilderte.

Das Plasma enthält überall zahlreiche Kerne, dazu gesellen sich in den assimilierenden Organen Chromatophoren, welche meistens peripherisch gelagert sind, vereinzelt auch auf die Stränge übergehen. Sie sind meistens klein und pyrenoidlos, bei einigen Arten aber auch nach Weber van Bosse relativ groß.

Das wandständige und das „balkenständige“ Plasma liegt relativ fest und ruhig, dasjenige der Stränge befindet sich dagegen nach Janse in einer ungemein lebhaften Bewegung auf- und abwärts. Auf Grund dieser und ähnlicher Erscheinungen möchte Janse die mittleren Ströme als Ernährungsströme auffassen.

Literatur.

Correns, C., Über die Membran von Caulerpa. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 355.

Cramer, C., Über die Verhältnisse von Chlorodictyon foliosum J. Ag. (Caulerpeen und Ramalina reticulata. Ber. d. schweiz. bot. Ges. 1891. p. 100.

Dippel, L., Die neuere Theorie über die feinere Struktur der Zellhülle usw. Abhandl. d. Senckenbg. naturf. Ges. in Frankfurt. 1876. **10.** p. 181.

Janse, J. M., Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa prolifera. Pringsheim's Jahrb. 1890. **21.** p. 263.

Klemm, P., Über Caulerpa prolifera. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. Flora 1893. 77. p. 460.
Murray, On new species of Caulerpa with observations on the position of the genus. Transact. of the Linn. soc. 1891. 3e sér. **2.**
Nägeli, C., Caulerpa prolifera. Zeitschr. f. wiss. Botanik v. Shleiden u. Nägeli 1844. **1.** p. 134.
Noll, F., Über die Funktion der Zellstofffasern der Caulerpa prolifera. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1888. **3.** p. 459.
—— Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1888. **3.** p. 466.
—— Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. 1890. **15.** p. 101.
Reinke, J., Über Caulerpa. Wiss. Meeresunters., herausg. v. d. Komm. z. Unters. d. deutschen Meere usw. Abt. Kiel 1899. N. F. **5.** p. 1.
Strasburger, E., Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
Wakker, J. H., Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von Caulerpa prolifera. Versl. en Mededeel. d. Kon. Acad. v. Wetensch. Afdeel. Natuurkunde. 3de Reeks. **2.** p. 251.
Weber van Bosse, A., Monographie des Caulerpes. Ann. Buitenzorg 1898. **15.** p. 243.

4. Vaucheriaceae.

Die Familie ist mit ihren beiden Gattungen Vaucheria und dem neuen Dichotomosiphon Ernst's wohl über alle Welt verbreitet; sie gedeiht in Bächen, Tümpeln, Seen, Gräben, kurz in fast allen Süßwasserbehältern, und von diesen aus wandern einige Formen auf Schlamm und feuchten Boden, ja sogar auf Koks und ähnliche feuchte Substrate in Gewächshäusern. Andere Arten, wie z. B. Vaucheria dichotoma, bevorzugen schon stark das Brackwasser oder salzige Tümpel des Binnenlandes, und schließlich sind Vauch. piloboloides und V. Thureti reine Meeresbewohner im Mittelmeer resp. an den bretonischen Küsten.

Die Pflanzen bestehen aus höchstens borstendicken, zylindrischen Schläuchen mit gerundeter Spitze, an welchen bei Vaucheria keine Spur von Querwand sichtbar ist; bei Dichotomosiphon dagegen werden solche, wie Ernst betont, in derselben Weise angedeutet wie bei manchen Codiaceen (S. 292, Fig. 178), d. h. durch Ringbildungen, und solche kommen zwar überall, ganz besonders regelmäßig jedoch an der Basis jedes Zweiges zur Beobachtung (vgl. Fig. 195).

Die Fäden der Vaucheria haben, wie Walz, Solms, Ernst darlegten, seitliche Verzweigung, auch dort, wo das Ganze nachträglich (V. dichotoma) einen gabeligen Habitus annimmt. Im Gegensatze dazu weist Dichotomosiphon typische Dichotomien auf.

Die Vaucheriaceen sind durch farblose oder nur schwach gefärbte, meist krallenartige Rhizoiden (Fig. 197) am Substrat befestigt. Solche Hafter entstehen bei Vaucheria clavata nach Borzi's Untersuchungen durch Kontaktreize — aber nur an jugendlichen Pflänzchen.

Die Fäden der Vaucheriaceen sind vielfach, auch bei den terrestrischen Formen, zu wirren, lockeren Rasen oder „Watten" vereinigt, doch kommen auch ziemlich feste Polster (z. B. in Bächen) vor, die an Codium, Aegagropila u. a. erinnern.

Innerhalb der Schläuche ist die Anordnung des Plasmas mit seinen Einschlüssen die übliche: außen zahlreiche kleine Chromatophoren ohne Pyrenoid; weiter innen noch zahlreichere, ungemein kleine Kerne, über deren Teilung nichts mehr zu eruieren war.

Das Plasma scheint ständig in ganz schwacher Bewegung zu sein.

Als Reservesubstanz tritt überall in den Schläuchen von Vaucheria fettes Öl auf, bei Dichotomosiphon aber Stärke. Wie weit man diese Körper auch als Assimilationsprodukte ansprechen darf, lasse ich dahingestellt.

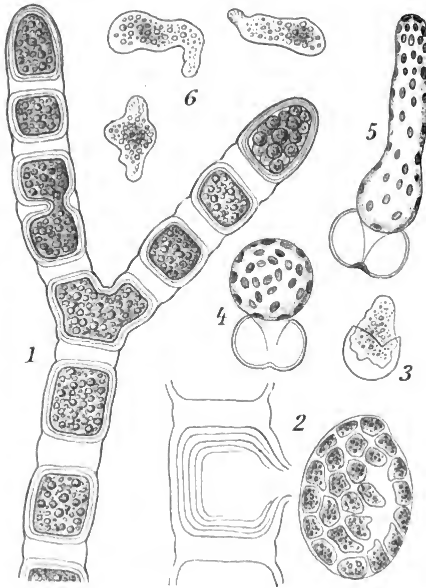


Fig. 194. *Vaucheria geminata* n. STAHL. *1* Faden mit dickwandigen Cysten. *2* Cyste entleert; der Inhalt hat amöboide Zellen gebildet. *3*, *4*, *5* keimende Aplanosporen. *6* amöboide Zellen.

Jeder abgerissene Zweig einer Vaucheria kann ebensogut einer neuen Pflanze den Ursprung geben wie kurze Fadenstücke, welche man durch Zerschneiden herrichtet. Gleiches gilt von ausgetretenen Plasmamassen, falls sie noch Kerne enthalten; darüber soll an anderer Stelle berichtet werden (vgl. HANSTEIN).

Einige Arten, speziell Vaucheria geminata, führen eine solche Zer-*Cysten.* stückelung ihrer Fäden unter gewissen Bedingungen freiwillig aus, wie besonders STAHL zeigte. Auf ausgeworfenem Schlamm zerfielen die Fadenenden der V. geminata in ungefähr isodiametrische, derbwandige Zellen — Cysten —, deren jede von den Nachbarn durch dicke Gallertplatten

getrennt war. Die Trennung ist nicht immer vollständig, zuweilen bleiben Plasmabrücken erhalten (Fig. 194, *1*).

In Wasser gebracht können die Cysten direkt zu Fäden auskeimen, welche die derbe alte Hüllmembran durchbrechen. In anderen Fällen sprengt der Inhalt die alte Haut und tritt, mit einer dünnen Membran umgeben, aus. Jetzt kann diese Zelle wieder zu einem Faden auswachsen oder aber sie zerfällt häufiger in ziemlich zahlreiche Portionen (Fig. 194, 2), welche aus einem Loch der Membran ausschlüpfen und auf festen Substraten amöboide Bewegungen ausführen (Fig. 194, *6*). Die amöboiden Zellen werden entweder sogleich zu neuen Vaucheriafäden, oder aber sie gehen beim Austrocknen in ein wohl als Aplanospore zu bezeichnendes Dauerstadium über, das fast farblos erscheint und mit dicker Membran und Reservestoffen (Öl) versehen ist. Bei der Keimung wird die dicke Wand gesprengt, der wieder ergrünte Inhalt tritt anfangs nackt (Fig. 194, *3*) heraus und wird nach Umhüllung mit Membran zum Faden (Fig. 194, *4*, *5*).

Schon Stahl wies darauf hin, daß die sog. Gongrosirenform der Vaucheria geminata den Wurzelcysten des Botrydium granulatum, des Protosiphon usw. sehr ähnlich ist. Man wird denn auch geneigt sein, die „Amöben“ den Zoosporen der verwandten Formen gleich zu setzen. Dafür spricht der Umstand, daß ja auch sonst amöboide Schwärmer (S. 23) vorkommen, dazu die Verteilung des Chlorophylls, welches in den amöboiden Zellen der V. geminata das breitere Ende einnimmt, während das schmälere (Vorderende) farblos ist. Ein sicheres Urteil freilich wird man erst fällen können, wenn wir über die Kerne und über die Entwickelung der fraglichen Organe weiter orientiert sein werden.

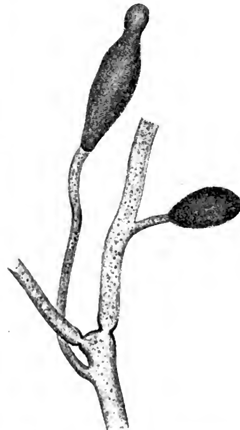


Fig. 195. „Brutkeule“ von *Dichotomosiphon* n. Ernst.

Vaucheria geminata dürfte die geschilderte Cystenbildung am ausgeprägtesten zeigen. Schaarschmidt scheint an Vaucheria sessilis ähnliches gesehen, aber nicht in die Einzelheiten verfolgt zu haben, und Bennet gibt, ebenfalls ohne eingehenderes Studium, schleimige Querwände usw. für einige Vaucherien an.

Für Dichotomosiphon schildert Ernst die Bildung von „Brutkeulen“ (Fig. 195). Besonders wenn die Fäden in geringen Wassermengen oder auf feuchtem Substrat gehalten werden, bilden die normalen Fäden kurze, rhizoidenähnliche Fortsätze an beliebigen Stellen. Diese schwellen an, in sie wandert reichlich Plasma und massenhaft Stärke ein. Endlich grenzt eine Querwand das ganze Gebilde ab, das wohl noch unter den Begriff der Cyste fällt. Diese keimt direkt. Fäden können aus allen Punkten der Oberfläche hervorbrechen. Iwanoff hat offenbar an Vaucheria megaspora ganz ähnliches beobachtet.

Das alles ist aber nicht die für die meisten Vaucheria-Arten übliche

Form der ungeschlechtlichen Vermehrung. Viele Vaucheria-Arten (repens, sessilis, clavata, ornithocephala, polysperma) besitzen vielmehr eine ganz charakteristische Zoosporenbildung, welche wohl zuerst VAUCHER bemerkte; eingehender studierten dieselbe UNGER, THURET, SCHMITZ, STRASBURGER, BERTHOLD, KLEBS und viele andere, denn dieser Prozeß hat von je her die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen.

Zoosporen.

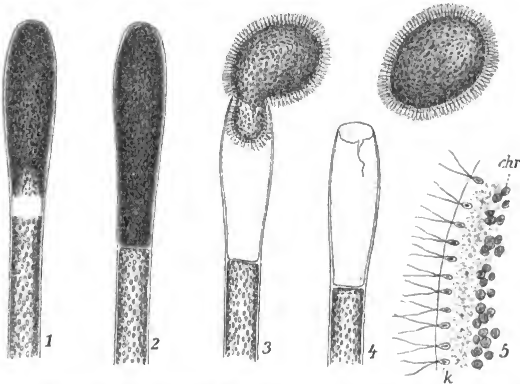


Fig. 196. *1—4* Bildung und Entleerung der Zoosporen von *Vaucheria repens* n. GOETZ. *5* Stück aus dem peripheren Teil einer Zoospore n. STRASBURGER. *k* Kerne. *chr* Chromatophoren.

Die Zoosporenbildung (Fig. 196) beginnt damit, daß sich im Ende eines Fadens (Haupt- oder Seitenast) reichliches Plasma mit Chromatophoren, wie es scheint durch Zuwanderung aus den übrigen Teilen, ansammelt. Das Fadenende schwillt auch wohl ein wenig keulig an, es erscheint intensiv dunkelgrün. Hat die Vermehrung des Plasmas ihren Höhepunkt erreicht, so erscheint durch Zerreißen des Wandbelages unmittelbar unter der zukünftigen Zoospore ein völlig helles Band (Fig. 196, *1*), das schon THURET gezeichnet hat. Die plasmatischen Ränder desselben bewegen sich lebhaft, zucken unregelmäßig; dann bewegen sie sich rasch gegeneinander, und im Moment, wo sie wieder zusammenstoßen, gewahrt man eine Querwand oder zum mindesten eine Trennungsschicht, welche das Zoosporangium von dem Faden abgrenzt (Fig. 196, *2*). Nach einigen Umwälzungen im Innern wird die Membran am Scheitel des Fadens unter Verquellung aufgelöst und der ganze Inhalt zwängt sich durch die etwas enge Öffnung (Fig. 196, *3*) heraus. Er bewegt sich als ovale Masse unter langsamer Drehung vorwärts, um schließlich, durch Licht kaum beeinflußt, irgendwo zur Ruhe zu kommen und zu keimen.

Die enorm große Zoospore zeigt eine große Zahl von Unterschieden gegen andere gleichnamige Organe. Genauere mikroskopische Untersuchung (von SCHMITZ und STRASBURGER ausgeführt) zeigt, daß annähernd in der Mitte des Ganzen, oder auch event. gegen die ursprüngliche Basis etwas

verschoben, eine Vakuole liegt, welche von einer dicken, dichten Plasmamasse umgeben wird. Eine Zellwand fehlt. Das Plasma führt nach innen zu zahllose Chloroplasten (*chr* Fig. 196, *5*), dann folgt ein ziemlich breiter farbloser Mantel, welchem ungemein viele Kerne in ganz gleichen Abständen eingebettet erscheinen (*k* Fig. 196, *5*). Die Zellkerne sind nach STRASBURGER's neuesten Angaben noch mit einer breiten hyalinen Hülle versehen, welche sich bis an die äußere Hyaloplasmaschicht erstreckt. Dort, wo sie letztere berührt, befinden sich zwei Cilien. Es entspricht also jedem Kern ein Cilienpaar und so erklärt sich der regelmäßige Wimperpelz, der die ganze Zoospore, wie man lange weiß, einhüllt.

Etwas abweichend gebaut sind nach GOETZ die Zoosporen von Vaucheria ornithocephala und polysperma; sie haben einen sehr breiten, farblosen Plasmasaum und führen den Cilienpelz nur auf der vorderen Hälfte.

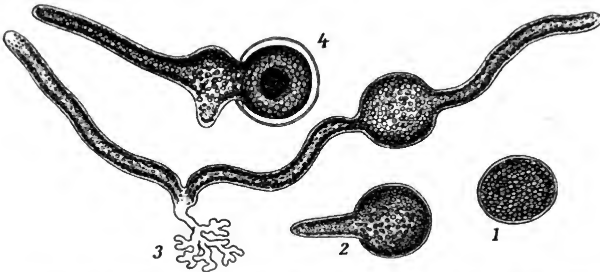


Fig. 197. *Vaucheria sessilis*. *1—3* Keimung einer Zoospore n. SACHS. *4* Keimung einer Zygote n. PRINGSHEIM.

Die Zoosporen keimen (Fig. 197) oft schon wenige Stunden nach der Entleerung. Die Kerne treten dabei wieder nach innen, die Chromatophoren nach außen. Die Anfänge der Membran sind schon an der noch beweglichen Zoospore sichtbar, es müssen also zunächst noch Öffnungen für die Cilien in dieser ausgespart sein.

Besonders SCHMITZ ist für die Vermutung eingetreten, daß die Riesenzoosporen der Vaucherien als „Synzoosporen" aufzufassen seien, d. h. daß sie sich herleiten von gewöhnlichen zweiwimperigen Schwärmern, die, heute nicht mehr vollständig getrennt, einen Zoosporenverband darstellen. Wie auch FALKENBERG demonstrierte, leuchtet diese Auffassung sehr wohl ein, da immer einem Cilienpaar ein Kern entspricht, da im Zentrum noch eine große Vakuole liegt, und da auch alte und neue, später zu behandelnde Angaben über Entstehung der Schwärmer in den verschiedenen Gruppen darzutun scheinen, daß das periphere Zellplasma meist der Entstehungsort für Cilien und „Mundstück" der Zoosporen ist. Ob damit auch ein Vergleich mit Volvox zulässig ist, den man doch wohl aus Einzelschwärmern herleiten muß, mag dahingestellt sein.

Von den Zoosporen leiten sich wie immer die Aplanosporen her, welche bei Vauch. geminata, uncinata, racemosa und Thureti, vielleicht auch piloboloides von WALZ, WITTROCK, GOETZ, FARLOW u. a. beschrieben *Aplanosporen.*

wurden. Sie entwickeln sich — mit Vorliebe am Ende kürzerer Seitenzweige (Fig. 198) — zunächst wie die Zoosporen. Wenn aber die abgrenzende Querwand gebildet wurde, bleiben die Cilien aus, statt dessen erhält die ganze Plasmamasse unter leichter Kontraktion eine neue Membran innerhalb der alten. Durch Aufreißen der letzteren wird sie frei (Fig. 198, 2), um passiv fortbewegt zu werden. Über die Lagerung der Zellinhaltsmassen finde ich für diesen Fall keine Angaben, und doch wäre es erwünscht, das Verhalten der Kerne und anderer Einschlüsse kennen zu lernen.

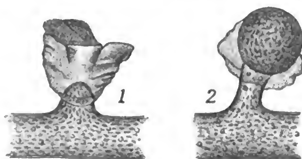


Fig. 198. Aplanospore und deren Abstoßung bei *Vaucheria uncinata* n. GOETZ.

Die Aplanosporen bedürfen einer gewissen Ruhe (zuweilen für einige Wochen), ehe sie keimfähig sind.

FARLOW erwähnt, daß die Aplanosporen von Vauch. Thureti mit ihren Tragästen abfallen, erst später wird die Aplanospore frei und keimt. Möglicherweise liegt darin ein Übergang zu den Keulen des Dichotomosiphon.

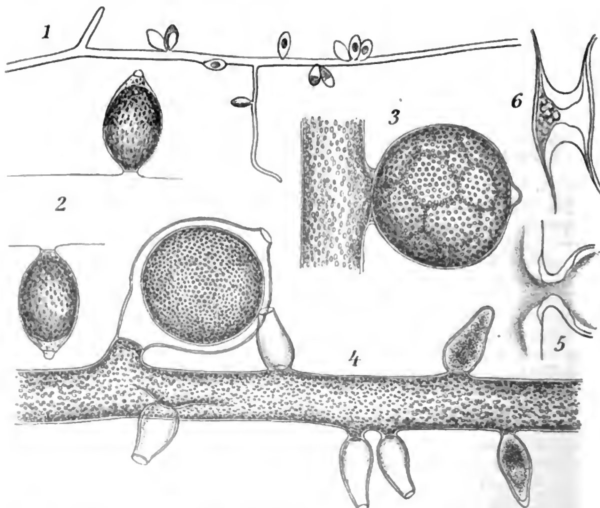


Fig. 199. *1 Vaucheria* (*Woronina*) *dichotoma* n. SOLMS. 2 Antheridien, 3 Oogonium ders. Pfl. n. WALZ. *4 Vauch. Thureti* n. WORONIN. *5. 6 Vauch. dichotoma.* Verschluß des Oogoniums an seiner Basis n. SOLMS.

Die Sexualorgane der Vaucheriaceen sind Oogonien und Antheridien von wechselnder Form und Stellung; sie stehen, mit Ausnahme der diözischen V. dichotoma, meist sehr nahe beisammen am gleichen Zweige resp. Fadenstück. Am einfachsten ist Vaucheria (Woronina) dichotoma (s. SOLMS, WALZ). Hier sitzen die großen (Fig. 199, *1*, *2*, *3*) Oogonien sowohl als die Antheridien dem Faden als mehr oder weniger dicke keulenförmige Gebilde direkt auf. Besonders die Antheridien erinnern in ihrer Form sehr an die männlichen Gametangien von Codium. Sie enthalten sehr reichlich Chlorophyllkörper, welche sich freilich an der Bildung der Spermatozoiden nicht beteiligen, wie noch gezeigt werden soll. *Sexualorgane.*

Der Woronina dichotoma reiht sich auch WORONIN's Vauch. Thureti an (Fig. 199, *4*) mit eiförmig zugespitzten und völlig farblosen Antheridien. Nun folgen Formen wie Vauch. polysperma und aversa mit mehr oder weniger stark gekrümmten und geneigten Oogonien und Antheridien, welche aber dem Mutterfaden immer noch direkt aufsitzen. Die eben genannten Arten werden als Tubuligerae zusammengefaßt.

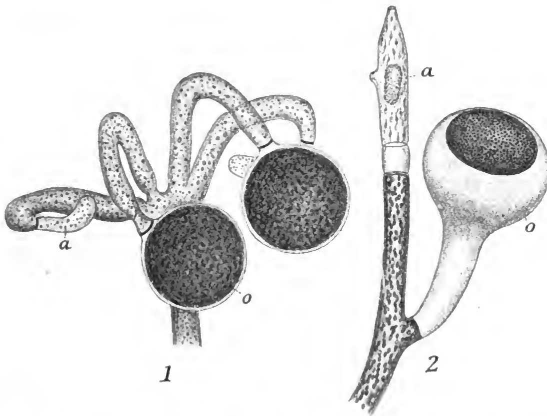


Fig. 200. *1 Dichotomosiphon.* Äste mit Oogon und Antheridium n. ERNST. *2 Vauch. pilotoloides* n. WORONIN.

Allen diesen Formen mit seitlich sitzenden Sexualorganen stellen wir Dichotomosiphon gegenüber (Fig. 200), bei welchem Oogonien und Antheridien die Spitze der Gabeläste krönen. Die Extreme sind aber nicht ohne Übergänge. Den Tubuligerae nähert sich ziemlich weit die Vauch. sessilis (Fig. 201), bei welcher nur die Antheridien auf einem Seitenästchen sitzen, während umgekehrt Vauch terrestris u. a. dadurch dem Dichotomosiphon ähnlich sind, daß sie beiderlei Sexualorgane auf kurzen Seitenzweiglein beisammen in wechselnder Gruppierung tragen. Übergänge lassen sich hier unschwer finden.

Die Antheridien öffnen sich bei allen bislang genannten Formen auf dem Scheitel. HANSGIRG's „Anomalae" sind aber insofern eigenartig, als die auf einem Seitenzweiglein endständigen Antheridien, etwas unregelmäßig gestaltet, ihre Spermatozoiden aus mehreren Öffnungen entleeren. Hieran schließt sich auch Vauch. piloboloides, welche aber wieder durch ihre eigenartige Gestaltung der Oogonien abweicht — die Eizelle liegt scheinbar frei oben am Scheitel eines keulenförmigen Oogoniums (Fig. 200, *2*).

Die verschiedenen Vaucheriaformen hob ich hier heraus, um die Mannigfaltigkeit der Gestaltung hervortreten zu lassen. Der Formenreichtum ist größer als man nach den überall wiederkehrenden Abbildungen der Vauch. sessilis meistens annimmt. Trotz guter Bearbeitungen (von WALZ, GOETZ), die uns vorliegen, wäre eine Monographie sämtlicher Vaucheria-Arten keine undankbare Aufgabe. Dieselbe müßte die Entwickelung aller Organe berücksichtigen und würde dann auch wohl zu einer besseren Gruppierung der Spezies und vielleicht zu einer Spaltung der Gattung führen. SOLMS hat damit einen Anfang durch Abspaltung der V. dichotoma als Woronina und ERNST durch Aufstellung der oben genannten, kaum aussprechbaren Gattung gemacht, die übrigens der Vauch. de Baryana Woronin recht nahe steht. Ob beides in der heutigen Form haltbar ist, muß eben untersucht werden.

Die Entwickelung der Sexualorgane von Vaucheria und deren Befruchtung wurde von PRINGSHEIM mustergültig beschrieben, soweit die im Leben sichtbaren Vorgänge in Frage kommen; Notizen von DE BARY, SCHENCK, SOLMS und WORONIN schlossen sich an. Das Verhalten der Kerne glaube ich im wesentlichen klar gelegt zu haben.

Man studierte meistens Vaucheria sessilis und deren nächste Verwandten.

Zwecks Bildung des Antheridiums (*a* Fig. 201, *1*) sammelt sich in dem hornartig gekrümmten Fortsatz eines kurzen Seitenzweiges Plasma mit zahlreichen Chromatophoren und Kernen. Das Horn wird durch eine Querwand abgegliedert (Fig. 201, *5*) und stellt nun das Antheridium dar, in welchem sich die Spermatozoiden derart entwickeln, daß sie selbst strahlig nach innen zu liegen kommen (Fig. 201, *2*, *3*), während sie außen von einer chlorophyllführenden Plasmamasse umhüllt werden. Die Entleerung erfolgt durch eine apikale Öffnung des Hornes (Fig. 201, *6*).

Andere Arten, besonders V. Thureti, de Baryana, piloboloides usw., weichen offenbar in ihrer Entwickelung ab. Einiges darüber sowie eingehendere Daten über V. sessilis werden im allgemeinen Kapitel über Spermatozoiden zu finden sein.

Die Spermatozoiden sind meist spindelförmig oder stäbchenförmig, sie erscheinen völlig farblos. Die beiden Geißeln sind etwas unterhalb der Spitze seitlich inseriert; eine derselben weist nach vorn, die andere nach hinten (Fig. 201, *4*).

Die Oogonien der Vauch. sessilis entstehen als flach kegelförmige, später fast kugelige Ausstülpungen (*o* Fig. 201, *1*) des Mutterfadens, in welchem sich reichlich Plasma mit zahlreichen Kernen zeigt, die vielleicht aus dem Tragfaden einwanderten. Sicher stammt aus diesen das massenhafte Öl, welches stets die Mitte der jüngeren und älteren Oogonien einnimmt. Nun folgt die Anlage und Ausbildung eines mehr oder weniger weit vorgestreckten Schnabels, der größtenteils mit farblosem Plasma, zunächst auch noch mit einzelnen Chromatophoren gefüllt ist.

Bis zur annähernden Ausbildung des Schnabels ist der dicke Plasmawandbelag von ungemein zahlreichen Kernen durchsetzt, welche alle völlig gleich aussehen (Fig. 201, *7*). Später aber wandern alle Kerne bis auf

einen — den Eikern (*ek* Fig. 201, *7*, *8*) — in den Tragfaden zurück (vgl. Kapitel Eibildung) und dann erst beginnt die Bildung einer Trennungswand unter den Formalitäten, welche wir bei der Sporangienentwickelung bereits schilderten. Demnach liegt in jedem Ei nur ein Kern, der nicht etwa einer Fusionierung sein Dasein verdankt.

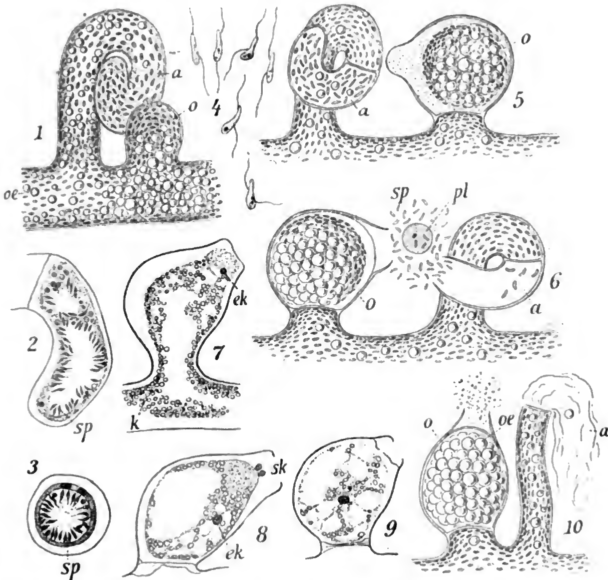


Fig. 201. *Vaucheria sessilis* n. SACHS u. OLTMANNS. *1* junge Sexualorgane. *2* Antheridium längs, *3* quer. *4* Spermatozoiden (v. *Vauch. synandra*) n. WORONIN. *5* geschlechtsreife Sexualorgane. *6* dieselben im Moment der Befruchtung. *7* Längsschnitt durch ein junges Oogonium (vielkernig). *8* Oogonium mit Spermatozoiden am Empfängnisfleck des (einkernigen) Eis. *9* befruchtetes Ei. Spermakern dem Eikern genähert. *10* reife Zygote, zerstörtes Antheridium. *a* Antheridium. *o* Oogonium. *sp* Spermatozoiden. *k* Kern. *ek* Eikern. *sk* Spermakern. *pl* Plasmakugel. *oe* Öltropfen.

Nach Fertigstellung der Wand (Fig. 201, *5*) tritt Öl und Chlorophyll mehr gegen das hintere Ende des Oogoniums zurück, während sich im Schnabel feinkörniges, völlig farbloses Protoplasma sammelt. Der Eikern liegt ziemlich weit vom Schnabel entfernt etwa in der Mitte des ganzen Organs, das nunmehr geschlechtsreif ist. Ist das Stadium erreicht, so öffnet sich der Schnabel unter Verquellung der Membran, ein Teil des

Plasmas tritt als farblose Kugel heraus (Fig. 201, *6 pl*), immer aber bleibt ein aus dichten Plasmamassen gebildeter Empfängnisfleck zurück (Fig. 201, *6*, *8*).

Die Öffnung des Oogons erfolgt bei Vauch. sessilis zwischen 2 und 4 Uhr morgens. Nur mit einer Differenz von wenigen Minuten öffnet sich auch das Antheridium und die Spermatozoiden stürzen auf das unmittelbar daneben liegende Ei. Es findet also hier wie auch bei den meisten Arten der Gattung Selbstbefruchtung statt. Eine der männlichen Zellen dringt in das Ei ein (Fig. 201, *9*) und der Spermakern verschmilzt mit dem Eikern. Alsbald nach dem Eintritt des Spermatozoids wird eine Abschlußwand nach außen gebildet (Fig. 201, *9*, *10*). Die Chromatophoren ordnen sich unter Verschwinden des Empfängnisfleckes gleichmäßig in dem ganzen Raum an. Damit verbindet sich die Aufspeicherung von Öl, die Ausbildung einer derben Membran (Fig. 201, *10*). Schließlich verfärben sich die Chromatophoren und sind kaum nachweisbar.

Nunmehr folgt das Ruhestadium und später die Keimung. Die Membranen der Oospore werden zu diesem Zwecke gesprengt und der Keimschlauch tritt heraus (Fig. 197, *4*).

Unser Bericht bezieht sich auf die vieluntersuchte Vaucheria sessilis. Außer der V. aversa, über welche wir später berichten, sind andere als die erwähnten Arten wenig bekannt; leider trifft das besonders für die sicher mancherlei Interessantes bietenden Sexualorgane von V. dichotoma, Thureti usw. zu. Für erstere ist aber klar, daß die Abtrennung des Oogons vom Tragfaden eine ganz andere ist als bei Vauch. sessilis, aversa usw. SOLMS schildert den Vorgang fast genau so wie BERTHOLD u. a. die Abgliederung der Gametangien bei Bryopsideen und Codiaceen; d. h. es rücken von den Seiten Ringwülste (Fig. 199, *5*) vor und schnüren das fragliche Organ ab. Eventuell legt sich noch eine Querlamelle über den Ring (Fig. 199, *6*).

Die Bedingungen für die Bildung der verschiedenen Fortpflanzungsorgane studierte KLEBS. Da wir in einem besonderen Abschnitt auf die Frage zurückkommen, gebe ich hier nur das Wichtigste.

Zoosporen entstehen bei Überführung der Fäden aus strömendem in stehendes Wasser (s. auch STOCKMAYER) oder bei den auf feuchten Substraten lebenden Formen durch Überflutung. Auch Lichtverminderung löst die Zoosporenbildung aus.

Aplanosporen der Vaucheria geminata sind mit großer Sicherheit durch Kultur in mäßig feuchter, ja fast trockener Luft zu erzielen, demgemäß findet man sie im Freien, wenn die Algen aufs Trockene geraten.

Sexualorgane verlangen als Vorbedingung eine gute Ernährung, die durch gute Beleuchtung, Kultur in Zucker usw. erreicht werden kann. Unter diesen Voraussetzungen bilden sie sich nach längerem Aufenthalt in stehendem Wasser, in feuchter Luft usw., doch ist dazu außerdem ein ziemlich intensives Licht erforderlich. Man kann danach ungefähr sagen, Licht löst die Bildung von Sexualorganen, Dunkelheit die von Zoosporen aus.

Natürlich wirken auch andere Faktoren; so konnte KLEBS durch Temperaturen von 25—26° eine gesteigerte Antheridienbildung erzielen. Solchen künstlich hervorgerufenen Zuständen begegneten u. a. HICK, CAMPBELL und NICHOLS im Freien.

Literatur.

BARY, A. DE, Über den geschlechtlichen Zeugungsprozeß bei den Algen. Ber. üb. d. Verhandl. d. Ges. z. Beförderung d. Naturwiss. z. Freiburg 1856. **2.** p. 215.
BENNET. A. W., Non-sexualpropagation and septation of Vaucheria. Ann. of Bot. 1892. **6.** p. 152.
BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
BORGE, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.
CAMPBELL, D. H., Some abnormal forms of Vaucheria. American Naturalist 1886. **20.** p. 552.
ERNST, Siphoneenstudien. Beih. bot. Zentralbl. 1902. **13.** p. 115–148.
FARLOW, Über Vaucheria Thureti in Marine algae of New England and adjacent Coast. Report of U. S. Fish Commission for 1879.
GOETZ, H., Zur Systematik der Gattung Vaucheria, speziell der Arten der Umgebung Basels. Flora 1897. **83.** p. 88.
HANSTEIN, Reproduktion und Reduktion der Vaucheriazellen. Bot. Abh. v. Hanstein 1880. **4.** p. 45.
— Lebenszähigkeit der Vaucheriazelle und Reproduktionsvermögen ihres protoplastischen Systems. Bot. Zg. 1873. **31.** p. 697.
HICK, T., On a case of apogamy in Vauch. hamata (Vauch.) Lyngb. Bot. Jahresbericht. **18,** 1. p. 266.
IWANOFF, L., Über neue Algen und Flagellaten (Stigeoclonium, Vaucheria, Spirogyra, Gonyostomum), welche an der biol. Station zu Bologoje gefunden worden sind. Bull. des Natural. de Moscou 1899. Nr. 4.
KLEBS, G., Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
— Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vauch. sessilis. Verh. d. nf. Ges. z. Basel 1892. **10.** p. 45.
NICHOLS, A., Abnormal fruiting of Vaucheria. Bot. Gaz. 1895. **20.** p. 268.
OLTMANNS, F., Über die Entwickelung der Sexualorgane bei Vaucheria. Flora 1895. **80.** p. 388.
PRINGSHEIM, N., Über die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin 1855. Ges. Abh. **1.**
SCHAARSCHMIDT, J., Zur Reduktion des Thallus und die Sporenbildung bei Vaucheria. (Ungar.) Bot. Jahresber. **10,** 1. p. 314.
— Zellhautverdickungen und Zellulinkörner bei Vaucheria und Charen. (Ungar.) Bot. Jahresber. **13,** 1. p. 389.
SCHENK, Algologische Mitteilungen. III. Entwickelung der Fortpflanzungsorgane und Befruchtung von Vaucheria geminata. Verh. der physikal.-med. Ges. z. Würzburg 1857. **8.** p. 247.
SCHMITZ, F., Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Ges. in Bonn 1879. p. 345.
SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, Über Vaucheria dichotoma D.C. Bot. Ztg. 1867. **25.** p. 361.
STAHL, Über die Ruhezustände der Vaucheria geminata. Bot. Ztg. 1879. **37.** p. 129.
STOCKMAYER, Vaucheria caespitosa. Hedwigia 1890. **29.** p. 173.
STRASBURGER, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena 1880.
— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen u. Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.
THURET, G., Observations sur le mouvement des spores des Algues. Ann. sc. nat. bot. 1843. 2e sér. **19.**
UNGER, FR., Die Pflanze im Moment der Tierwerdung. Wien 1843.
WALZ. J., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Gattung Vaucheria D. C. Pringsh. Jahrb. 1866/67. **5.** p. 127.
WITTROCK, V. B., Über eine subfossile, hauptsächlich von Algen gebildete Erdschicht. Bot. Zentralbl. 1886. **21.** p. 222.
WORONIN, M., Vaucheria de Baryana n. sp. Bot. Ztg. 1880. **38.** p. 425.
— Beitrag zur Kenntnis der Vaucherien. Bot. Ztg. 1869. **27.** p. 137.

Charales.

Zu dieser etwas abweichenden Gruppe zählen wir als einzige Familie die der Characeen mit den wenigen Gattungen Chara, Nitella, Tolypella, Lamprothamus, Lychnothamnus. Die beiden ersten sind die wichtigsten, die übrigen hat man vielfach zur Chara resp. Nitella gezogen.

Es handelt sich um Gewächse mit auffallend wirteliger Stellung der Seitenorgane, welche bald in zarten, nur wenige Zentimeter hohen Büschen auftreten, bald aber stattliche Formen von 1 m und mehr Höhe repräsentieren. Zu den ersteren gehören z. B. gewisse Tolypellen und Nitellen, zu den letzteren unter anderen die tropisch-amerikanische Nitella cernua Al. Braun.

Die Characeen sind im Boden der Gewässer festgewurzelt und Erfahrungen bei der Kultur unserer Algen lassen darauf schließen, daß diese Bewurzelung nur schwer entbehrt wird. Dem entspricht es, daß wir die Characeen auf kiesigem, sandigem oder schlammigem Grunde mit Vorliebe angesiedelt finden. Da unsere Pflanzen (nach Kühne) wenig sauerstoffbedürftig sind, hat für sie das Leben im modernden Grunde keine Schwierigkeit. Sie bilden in Süßwasserseen oft ausgedehnte Bestände, die sich in bestimmten Tiefenregionen zu Gürteln ordnen können. Doch gehen die Charen auch in kleine und kleinste Wasserbehälter, als da sind Bäche, Tümpel, Gräben usw., über. In die See dringen sie nicht vor, dagegen werden sie in brackigen Gewässern oft in üppigster Entwickelung angetroffen. Kaum in einem Lande der Erde werden Characeen vermißt.

Die Characeen haben naturgemäß schon in frühen Zeiten die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Sie waren dann besonders die Lieblingskinder Al. Braun's, und diesem Forscher verdanken wir nicht bloß eine Bearbeitung der Arten, sondern auch richtige und genaue Angaben über den Aufbau der interessanten Gruppe. Später hat Sachs in seinem Lehrbuch die Charen in klassischer Weise dargestellt und illustriert. Er benutzte außer eigenen Beobachtungen Arbeiten von Nägeli, Pringsheim und Thuret. Diese wurden ergänzt durch de Bary's Beobachtungen über Befruchtung und Keimung der Charen. Schließlich hat Migula alles Bekannte über die Charen in einem umfangreichen Werke, das auch ausführliche Literaturnachweise enthält, zusammengefaßt, und in letzter Zeit noch hat Giesenhagen mancherlei Details über die Zellteilungen zu dem Altbekannten hinzugefügt. Wir bringen hier nur das Wichtigste und folgen besonders der Sachs'schen Darstellung.

Vegetationsorgane.

Die Characeen lassen an ihren oberirdischen Sprossen ziemlich lange Internodien und zwischen diesen Knoten erkennen, welche in wirteliger Anordnung meist sechs bis acht Blätter, seltener mehr oder weniger tragen. Aus der Achsel eines dieser Blätter pflegt ein Seitensproß (meist Langtrieb) zu entspringen (Fig. 202).

Das Internodium besteht in der Hauptsache aus einer einzigen schlauchartigen Zelle, die bei Nitella cernua 3 mm im Durchmesser und 25 cm in der Länge

erreichen kann. Die Knoten stellen ein bikonkaves Scheibchen dar, das aus mehreren Zellen aufgebaut wird. Die Blätter entspringen den Randzellen jener Scheibe.

Um das im einzelnen zu verstehen, verfolgen wir das Scheitelwachstum und die Entwickelung; wir halten uns zunächst an Nitella als an die einfachere Form.

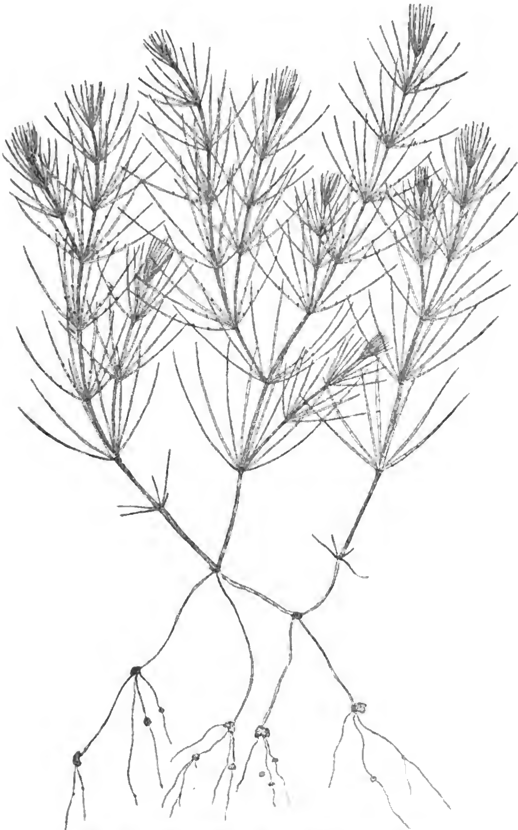


Fig. 202. *Chara fragifera* Dur. Habitusbild n. Migula.

Scheitel. Den Scheitel der Sprosse krönt eine sehr inhaltsreiche Zelle, welche eine gewölbte Außenseite und eine fast flache Basis hat (*sz* Fig. 203, *2*). Diese gliedert durch Querwände Segmente ab, solche zerfallen aber in eine obere und eine untere Hälfte. Erstere stellt die Anlage des Knotens (*kn*), letztere diejenige des Internodiums (*i*) dar. Über die junge Internodialzelle ist nur zu berichten, daß sie sich erheblich streckt und so von der Scheiben- zur Zylinderform übergeht, die junge Knotenzelle dagegen erfährt mannigfache Teilungen. Eine axile Längswand (*1—1* Fig. 203, *5*) zerlegt nach GIESENHAGEN den Knoten von Nitella in zwei Halbscheiben und in diesen werden dann von der einen Seite (sagen wir vorn) beginnend und nach hinten fortschreitend, sukzessive sechs Randzellen herausgeschnitten, während zwei zentrale Knotenzellen (*ck*) übrig bleiben. Die Reihenfolge, in welcher die fraglichen Zellen entstehen, ist aus Fig. 203, *5* und Fig. 203, *6* ohne weiteres ersichtlich.

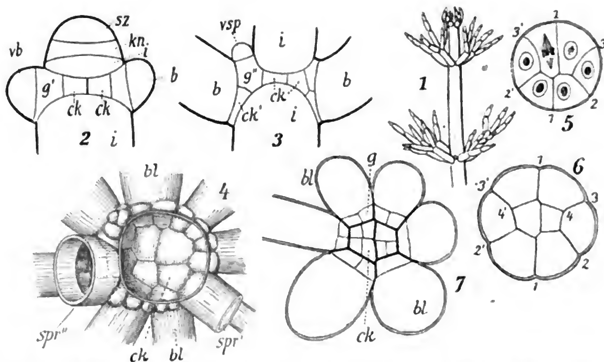


Fig. 203. *Nitella* u. *Chara* n. GIESENHAGEN. *1 N. gracilis;* kleiner Sproß. *2* dies.; Längsschnitt der Sproßspitze. *3* dies.; Längsschnitt eines Knotens. *4 N. syncarpa;* Knoten, herausgeschnitten und von oben betrachtet. *5, 6 Ch. aspera;* jüngere Knoten quer. *7 N. gracilis;* älterer Knoten quer. Erklärung der Buchstaben im Text.

Die Randzellen wachsen, wie Fig. 203, *2* und Fig. 203, *7* ergibt, in der Reihenfolge, in der sie gebildet sind, zu Blättern aus, welche im Bau den Hauptsprossen durchaus gleichen. Die in Fig. 203, *2* mit *vb* bezeichnete Zelle funktioniert als Scheitelzelle; sie liefert wieder Knoten und Internodien. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Blätter (man könnte sie auch Kurztriebe nennen) ein begrenztes Wachstum haben; die Scheitelzelle wird nach einiger Zeit zu einer nicht mehr teilungsfähigen Spitzenzelle, die dann einer Internodialzelle im wesentlichen ähnlich ist. Das schließt eine wiederholte Verzweigung der Blätter (Blättchenbildung usw.) nicht aus.

Die Blattquirle alternieren miteinander. Die Alternanz wird bedingt durch die Stellung der Wand *1* (Fig. 203, *5, 6*); diese steht nicht immer gleich, vielmehr erscheint sie in den aufeinander folgenden Internodien jedesmal etwa 30° um die Achse des Sprosses gedreht. Da die Blätter sich an jene Wand gesetzmäßig anschließen, muß auch ihre Stellung sukzessive verschoben werden.

Die zentralen Knotenzellen sind, wie erwähnt, ursprünglich in Zweizahl vorhanden, sie erfahren später noch einige Teilungen; außerdem wird von den Randzellen, wenn sie zum Blatt auswachsen, eine Gliederzelle (*g*, *g'* Fig. 203, *2*, *7*) abgeschnitten. Diese teilt sich durch mehrere Wände nicht genau so, aber doch ähnlich wie eine junge Knotenzelle, und man kann den resultierenden Zellkomplex sehr wohl als Basalknoten des Blattes bezeichnen. Seine Zellen sind in Fig. 203, *4* an den Blattbasen besonders deutlich erkennbar.

Von jenen Basalknoten geht nun auch die Verzweigung (Langtriebbildung) aus, und zwar entstehen die Seitensprosse in den typischen Fällen immer aus der Basis des ältesten Blattes, desjenigen, dessen Anlage in Fig. 203, *5*, *6* durch die Wände *1* und *2* begrenzt wird. Zwecks Bildung derselben wölbt sich die in der Blattachsel gelegene Zelle (Fig. 203, *3*) aufwärts vor und durch eine Wand wird die zukünftige Scheitelzelle (*vsp*) von einer basalen Gliederzelle (*g''*) abgeschnitten. Letztere liefert wieder durch Teilung einen mehr oder weniger vollkommenen Basalknoten; erstere wächst in bekannter Weise zum Sproß heran.

Wir haben von sechs Randzellen und demgemäß von sechsgliedrigen Blattwirteln gesprochen. Bei manchen Characeen aber wird diese Zahl vermehrt; besonders häufig treten je acht Blätter in die Erscheinung. Das kann seinen Grund in einer Vermehrung der Randzellen haben, die ganz nach den oben für die Sechszahl gegebenen Regeln erfolgt, doch kann die Entwickelung auch eine andere sein. Die erstgebildeten Randzellen nämlich (vgl. Fig. 203, *5*, *6*) wölben sich stark nach außen vor und trennen nun ihrerseits seitlich je eine Zelle ab, welche zu einem Blatte wird. Wie man solche Blätter zu deuten hat, braucht hier kaum erörtert zu werden; ich verweise u. a. auf GIESENHAGEN.

Auf dem geschilderten Wege sind z. B. die Blätter entstanden, welche in Fig. 203, *4* die Sprosse in ihren Achseln tragen. Jene Figur aber zeigt auch — und das gilt für viele andere Fälle ebenso —, daß die Bildung von Achselsprossen nicht immer auf das erste (älteste) Blatt beschränkt ist. Die Basalknoten der Blätter sind ganz allgemein die Bildungsstätten für allerlei neue Organe. Wir werden noch mehrfach davon zu berichten haben.

Das Gesagte gilt im wesentlichen für Nitella, bei Lamprothamnus und Chara komplizieren sich die Dinge ein wenig. Zwar ist die Teilung der Scheitelzelle, die Entstehung der Knoten und der langen Internodialzellen dieselbe, in den Knoten aber sind die Teilungen, welche in Verbindung mit der Blattbildung auftreten, etwas zahlreicher, und in Zusammenhang damit nehmen sich auch die Zellteilungsfolgen bei Entstehung der Achselsprosse ein wenig anders aus. Daß aber diese Dinge von prinzipieller Bedeutung seien, vermag ich nicht zu glauben, und deshalb verweise ich auf GIESENHAGEN, der das alles Zelle für Zelle behandelt.

Doch nicht bloß die erwähnten Teilungen in den Knoten scheiden die Nitella *Berindung.* von der Chara, in viel höherem Maße differieren beide Gattungen durch die Berindung der großen Internodialzellen, die bei Chara sehr ausgeprägt ist, bei Nitella aber fehlt. Die Basalknoten der Blätter von Nitella sind bisweilen nicht ganz vollkommen ausgebildet; das kommt bei Chara nicht vor, hier sind stets alle Teile entwickelt, und das muß wohl so sein, weil die Basalknoten die Rinde liefern. Schon auf ganz jungen Stufen sieht man, daß eine Zelle des Blattbasalknotens einen Fortsatz nach abwärts sendet (Fig. 204, *1r*) und dasselbe besorgt eine andere Zelle desselben Knotens nach aufwärts. Diese Fortsätze sind die Anlagen der Rindenlappen, und dem Gesagten zufolge müßte jedes Blatt einen aufwärts und einen abwärts gerichteten Lappen produzieren. Das trifft in der Hauptsache, aber nicht ganz zu, denn die in jedem Wirtel ältesten Blätter, welche in ihrer Achsel einen Seitensproß tragen, liefern keinen Beitrag zur

Berindung der Langtriebe. Die Zahl der aufsteigenden Rindenlappen ist also um eins geringer als die der absteigenden.

Die Berindungselemente halten in ihrem Wachstum stets mit der Streckung der Internodien gleichen Schritt. Schon in jungen Stadien, wie sie z. B. Fig. 204, *3* wiedergibt, greifen die heterogenen Enden ineinander, die Internodialzelle liegt also bei Chara zu keiner Zeit der Entwickelung bloß.

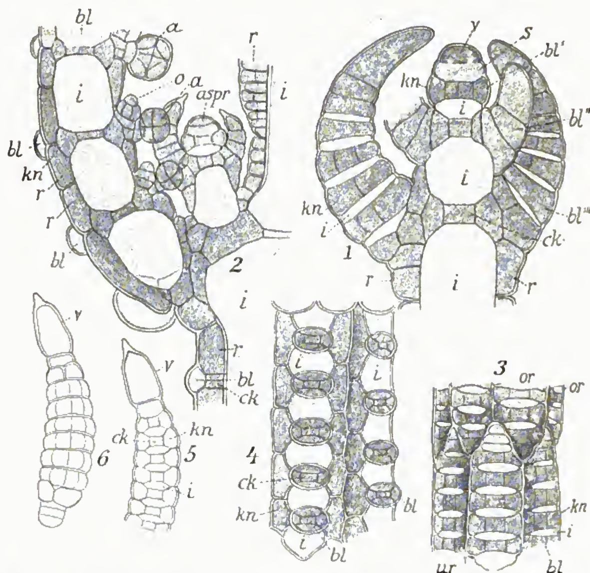


Fig. 204. *Chara fragilis* n. Sachs. *1* Längsschnitt des Scheitels. *2* Blatt, Blattachsel usw. im medianen Längsschnitt. *3* Rindeulappen eines Internodiums, von der Seite gesehen (junge Stufe). *4* dieselben älter. *5* junges Blatt im Längsschnitt. *6* dasselbe von der Seite. *i* Internodium. *kn* Knotenzellen. *ck* zentrale Knotenzellen. *bl* Blätter resp. deren Vertreter und Narben. *v* Scheitelzelle. *s* Segmente. *r* Rindenlappen. *or* obere, *ur* untere Rindenlappen. *o* Oogonien. *a* Antheridien.

Die jungen zur Berindung bestimmten Fortsätze sind zunächst einzellig, bald aber erhalten sie durch Teilung eine Scheitelzelle und entwickeln sich zu Längsstreifen, vergleichbar Sprossen, die aufwärts oder abwärts über die Internodialzellen hinkriechen. Dies feste Anschmiegen an das Substrat bedingt dann freilich eine einseitige resp. halbseitige Ausbildung der Berindungssprosse, wie aus deren eingehender Betrachtung leicht hervorgeht. Wir finden an ihnen (*i* Fig. 204, *3*, *4*) zunächst Internodialzellen von mäßiger Länge; diese werden getrennt durch kurz rechteckige, zentrale Knotenzellen (*ck* Fig. 204, *2*, *4*), und letztere werden nach

außen umgeben von drei Zellen, die man Randzellen nennen mag. Die Lage der vier letztgenannten Zellen entspricht zunächst einer Hälfte der Fig. 203, *6*, und tatsächlich liegt auch hier nichts anderes vor als eine Hälfte eines Normalknotens mit einer zentralen und drei peripheren Zellen. Von den letzteren wachsen zwei T-förmig aus und schließen die zugehörigen kurzen Internodialzellen seitwärts (aber nicht nach auswärts) ein (Fig. 204, *4 kn*). Die mittlere Randzelle beteiligt sich an dieser partiellen Berindung der Längsstreifen nicht; sie wird in der Regel nur zu einem Körperchen, das knopfartig nach außen vorspringt (*bl* Fig. 204, *2*, *4*). Dasselbe stellt ein reduziertes Blättchen dar, und in manchen Fällen kann dasselbe auch zu einem längeren Dorn oder Stachel usw. auswachsen; darüber wie auch über manche Modifikationen der Rindenbildung geben die Systematiker (z. B. MIGULA) Auskunft; die Dinge sind von Art zu Art verschieden, aber häufig (z. B. bei Chara hispida, crinita usw.) für die Spezies charakteristisch.

Ähnlich wie bei Nitella sind auch bei Chara die Blätter den Sprossen durchaus ähnlich gebaut, hier wie dort können sie sich noch weiter verästeln, und wie bei der erstgenannten Gattung werden auch bei Chara die Scheitelzellen zu einer oft großen, spitzigen Endzelle umgewandelt, die nicht mehr teilungsfähig ist (Fig. 204, *5*). Die Berindung der Blätter wird danach auch derjenigen der Sprosse gleichen, es kommen nur kleine Abweichungen vor, die aber kaum erwähnt zu werden brauchen, höchstens kann man noch betonen, daß die Rindenlappeninternodialzellen, um auch dies schöne Wort nicht ganz zu unterdrücken, von den Rindenlappenknotenzellen ganz verdeckt werden, was ja an den Langtrieben (Fig. 204, *4*) nicht der Fall ist.

Wir sagten schon oben, daß die Basalknoten der Blätter bevorzugte Orte für Organbildung sind; dieses gibt sich auch darin zu erkennen, daß ihnen bei Chara häufig die von AL. BRAUN als Stipulae bezeichneten Gebilde entspringen. Das sind kurze oder lange, oft fast dornartige Einzelzellen, die aus allen oberflächlich gelegenen Zellen des Basilarknotens (Randzellen oder deren Derivate) vorgestülpt und dann durch Wände abgegliedert werden können.

Weitere Einzelheiten des Sproßaufbaues übergehen wir, suchen dagegen ein weiteres Verständnis derselben zu gewinnen, indem wir die Keimungsgeschichte verfolgen, die DE BARY klarlegte, nachdem schon NORDSTEDT und WAHLSTEDT manches berichtet hatten.

Soll die Keimung der Oosporen bei den Charen beginnen, so sammelt sich an deren Vorderende reichlich Plasma, und durch eine Wand, welche senkrecht zur Längsachse der Oospore steht, wird dieses von dem hinteren, großen Raum in der Oospore abgetrennt, der neben Plasma viel Reservesubstanz enthält. Die kleine Zelle nennt DE BARY erste Knotenzelle, die andere Basalzelle. Letztere bleibt unverändert, erstere zerfällt durch eine Längswand (im Sinne der Oospore) in die Anlage der Wurzel und in die Anlage des Vorkeimes, und diese treten alsbald unter Anfreißung der Oosporenwand frei hervor (Fig. 205, *1*). Natürlich bleibt eine Streckung beider Anlagen nicht aus, und so resultiert das Bild Fig. 205, *2*, in welchem Wurzel und Vorkeim deutlich an ihrer Form und im Leben auch an der Färbung unterscheidbar sind. An letzterem treten sehr zeitig eine Anzahl von Querteilungen auf und es mag scheinen, als ob alle resultierenden Zellen gleich seien; dem ist aber nicht so. *Keimung.*

Die unterste Zelle des Vorkeimes (*vku*) streckt sich zwar, aber sie teilt sich nicht mehr, die oberen Zellen *vko* der Fig. 205, *2* verlängern sich, vermehren sich aber auch kaum (vgl. Fig. 205, *3*, *4*, *5*), nur in der Zelle, welche an die untere, lange Vorkeimzelle grenzt, werden stärkere Veränderungen bemerkbar. Von ihr wird nämlich nach unten wie auch nach oben eine Scheibe abgeschnitten. Die untere Scheibe ist der zukünftige Wurzelknoten (*wk*), die obere der zukünftige

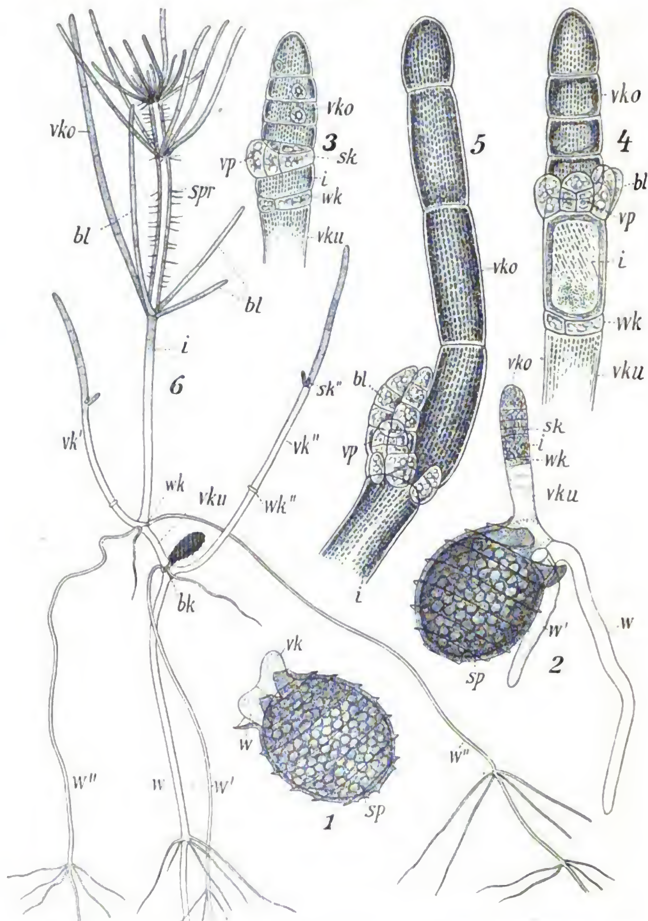


Fig. 205. *Chara*-Keimlinge n. de Bary u. Pringsheim. *1*, *2* junge Keimungsstadien der Oosporenfrucht. *3*, *4*, *5* obere Enden von Vorkeimen. *6* junges Pflänzchen. *sp* Oosporenfrucht. *w* Wurzel. *vk* Vorkeim. *vku* unterer, *vko* oberer Teil desselben. *i* Internodium. *sk* Sproßknoten. *wk* Wurzelknoten. *bk* Basalknoten der Wurzel. *bl* Blätter. *vp* Vegetationspunkt des Sprosses.

Sproßknoten (*sk*), das Zwischenstück ist ein Internodium (*i*). Schon in Fig. 205, *2* erkennbar, treten diese Vorgänge in Fig. 205, *3*, *4* besonders deutlich hervor.

Aus letzteren ist dann auch ersichtlich, daß in der unteren wie in der oberen Knotenanlage weitere Teilungen einsetzen, in der oberen (dem Sproßknoten) treten Längswände genau in der Reihenfolge auf, wie wir das für die Nitellaknoten (vgl. Fig. 203, *6*) schilderten; es resultieren wie dort zwei zentrale und sechs periphere Knoten- (resp. Rand-)zellen. Aus der ältesten Randzelle entwickelt sich der Vegetationspunkt eines Langtriebes (*vp* Fig. 205, *3*—*6*), aus den übrigen erstehen Blätter (*bl*). Der Langtrieb wächst zur normalen Charapflanze heran (*spr* Fig. 205, *6*); die am Sproßknoten angelegten Blätter (*bl*) bleiben relativ klein, sie erfahren auch keine Berindung, das Ende des Vorkeimes (*vko*) wird zur Seite geschoben; in Fig. 205, *6* ist es neben den drei Blättern an der Basis des Langtriebes (*spr*) nur durch seine etwas erheblichere Größe noch unterscheidbar.

Während dieser Vorgänge streckte sich das Internodium (*i*), welches Sproßknoten und Wurzelknoten trennt, und in letzterem vollziehen sich ebenfalls Teilungen, die zwar meistens weniger regelmäßig erscheinen als wir sonst bei den Characeen gewöhnt sind, die aber doch auch zur Entstehung einer Zellenscheibe führen. Deren Randzellen treiben dann alle oder doch zum Teil zu Schläuchen (*w*,, Fig. 205, *6*) aus, die sich in den Boden eingraben. Das sind Wurzeln, über deren Verzweigung wir unten reden. Die aus der Oospore direkt austretende Hauptwurzel (*w*, Fig. 205, *2*) wächst ebenfalls abwärts und gliedert sich wie alle anderen; an ihrer Basis aber, dort wo sie an die unterste Zelle des Vorkeimes angrenzt, bildet sie durch „Scheibenteilung" einen Knoten (*bk* Fig. 205, *6*), der sogar mehrschichtig werden kann, und dieser seinerseits läßt wiederum Wurzeln (*w'*) hervorgehen.

Wurzelknoten wie basaler Knoten der Hauptwurzel liefern aber nicht nur jene Seitenwurzeln, sie können auch in vielen Fällen sekundäre Vorkeime (*vk'*, *vk''*) produzieren, die sich weiter entwickeln wie der primäre.

Man kann jene Vorkeime als akzessorische bezeichnen, und in die gleiche Kategorie gehören auch wohl diejenigen Gebilde gleichen Namens, welche PRINGSHEIM aus den Sproßknoten alter Charastücke entspringen sah, die den Winter überdauert hatten (er nannte sie Zweigvorkeime). Auch künstliche Zerstückelung von Charasprossen führt bei geeigneter Kultur der Stücke zu Vorkeimen, desgleichen, wie RICHTER zeigte, die Zerstörung des Vegetationspunktes. Alle die fraglichen Gebilde gleichen dem primären Vorkeim, den wir schon beschrieben haben. *Verschied. Vorkeime.*

Solchen Vorkeimbildungen reihen sich die nacktfüßigen Zweige der Charen an, die wiederum PRINGSHEIM studierte (s. auch RICHTER). An überwinterten und zerstückelten Charen usw. brechen im Frühjahre nicht bloß aus den Blattachseln, sondern auch aus beliebigen anderen Knotenzellen Zweige hervor, welche sich durch fehlende oder mangelhafte Berindung ihrer untersten Internodien auszeichnen. Besonders erwähnenswert sind wohl die Fälle, in welchen die Rindenlappen zwar gebildet werden, aber fast wie Blätter abstehen, statt die Internodien zu umhüllen. Gerade hier zeigt sich am besten, daß die Rindenelemente nur modifizierte Sprosse sind.

Zweigvorkeime und nacktfüßige Zweige können am nämlichen Knoten vorkommmen.

Das Überwintern alter, morphologisch nicht veränderter Sproßstücke und das Austreiben der überlebenden Knoten führt nun hinüber zu dem Ausdauern gewisser Charen mit Hilfe von Sproßknöllchen. Solche Organe haben ältere Autoren besonders für Chara baltica und Chara (Tolypellopsis) stelligera beschrieben, und MIGULA wie GIESENHAGEN haben die Dinge neuerdings studiert. Die vom Boden *Knöllchen.*

der Gewässer bedeckten Sproßteile dieser (wie auch wohl mancher anderen) Arten sind natürlich farblos, außerdem meistens mangelhaft oder garnicht berindet. An den Sproßknoten finden sich bei Chara baltica weiße, unregelmäßige Körper, die ca. 1 mm Durchmesser erreichen mögen (Fig. 206, 7). Längsschnitte durch die Organe, die man wohl als Knöllchen bezeichnen kann, zeigen (Fig. 206, 2 die Internodialzellen (*i*) der Sprosse, dazwischen Knotenzellen (*kn*), und man

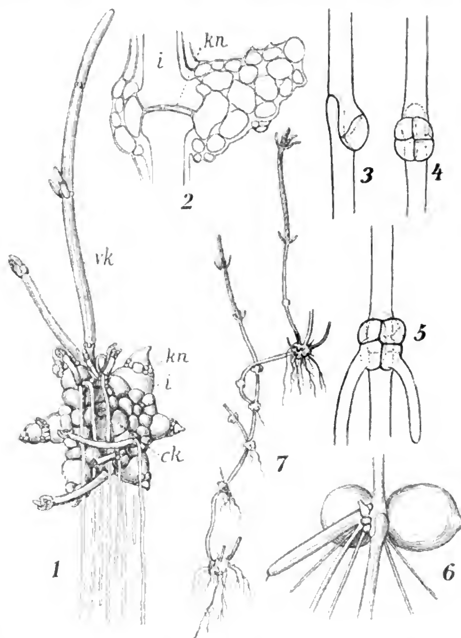


Fig. 206. Knöllchenbildung usw. n. GIESENHAGEN. *1* austreibendes Sproßknöllchen von *Chara stelligera*. *2* Sproßknöllchen von *Chara baltica* im Längsschnitt. *3, 4, 5* Verzweigung der Rhizoiden von *Chara aspera*. *6* Wurzelknöllchen von dems. *7* untere Teile des Sprosses von *Chara baltica* mit Knöllchen. *vk* Vorkeim. *ck* zentrale Knotenzelle. *i* Internodium. *kn* Knoten.

sieht leicht, daß es sich um unregelmäßige Erweiterungen des Knotenrandes handelt. Mit absoluter Sicherheit läßt sich mehr kaum sagen, doch glaube ich, GIESENHAGEN hat Recht, wenn er behauptet, daß die fraglichen Vorstülpungen usw. nichts anderes sind als äußerst unregelmäßig ausgestaltete Blätter, deren Zellen sich mit Reservestoffen füllten.

Bei Chara stelligera ist es ganz sicher, daß sich metamorphe Blätter am Aufbau der Sproßknöllchen beteiligen. Hier sind die Dinge ungemein regelmäßig; isoliert man eins jener Organe, so kann man (Fig. 206, *1*) mit Leichtigkeit alle Teile eines normalen Knotens erkennen, die zentralen, die Randzellen usw. Man sieht dann auch, daß die Blattinternodien (*i*) unberindet unter Füllung mit Stärke anschwellen, während deren Knoten reduziert werden. Die Knöllchen werden in allen Fällen durch Zerstörung der Sproßinternodien frei; sie keimen im Frühjahr und liefern dann, wie in den früheren Fällen, Vorkeime und nacktfüßige Zweige (Fig. 206, *1*).

Wurzeln. Wir erwähnten oben die Bildung von Wurzeln aus dem Wurzelknoten (Fig. 205, *6*); hier mag hinzugefügt werden, daß solche auch aus fast allen Sproßknoten hervorgehen können. Das geschieht besonders an den unteren Regionen der Pflanzen, die von Schlamm, Sand usw. auf dem Boden der Gewässer bedeckt sind. Die Basalknoten der Blätter, mögen diese an den fraglichen Sproßknoten voll entwickelt sein oder nicht, sind natürlich wieder die Bildungsstätten der Wurzeln. Geht, wie das nicht selten ist, der Wurzelbildung eine Teilung der Knotenzellen vorauf, so entstehen natürlich ganze Wurzelbüschel.

Die Wurzeln (Rhizoiden) stellen, mögen sie entspringen wo sie wollen, stets lange unberindete Schläuche dar, die an ihrer Spitze wachsen. Von einer Differenzierung in Knoten und Internodien kann kaum noch die Rede sein, dagegen findet allerdings eine Gliederung durch eigenartige, schräg gestellte und gekrümmte Wände statt (Fig. 206, *3*). An solchen Stellen erweitern sich die Nachbarzellen ein wenig, und das Ganze gewinnt, wie Al. Braun betonte, das Aussehen zweier gegeneinander gesetzter menschlicher Füße.

Neben den gekrümmten Wänden entstehen dann auch Seitenwurzeln in mehr oder weniger großer Zahl, und zwar geht die Verzweigung stets von dem unteren Ende des oberen Wurzelgliedes aus (Fig. 206, *3*); dieses schwillt an, und durch eine Wand, die zur schiefen Trennungsfläche der Gliederzellen annähernd senkrecht steht, wird die Anschwellung als besondere Zelle abgeschnitten (mit Al. Braun müßte man sagen, daß die Zehenregion vom Fuß getrennt wird).

Die neu entstandene Zelle zerfällt durch eine Längs- und eine Querwand (Fig. 206, *4*) in vier Teile, deren jeder alsbald zu einer Seitenwurzel auswachsen kann (Fig. 206, *5*), doch teilen sich die fraglichen vier Zellen meistens durch wiederholte Wände weiter, und so resultieren mehr oder weniger große Büschel von Rhizoiden, die natürlich, ihrer Entstehung gemäß, immer einseitig an der Mutterwurzel inseriert sind.

Wurzel-Knöllchen. Ähnlich wie die Sprosse können nun auch die Wurzeln Knöllchen bilden. Letztere hat wiederum Giesenhagen in ihrer Entwickelung am eingehendsten verfolgt. Bei Chara aspera erhält man im einfachsten Falle (Fig. 206, *6*) zwei große blasig aufgeschwollene Zellen, welche Stärkemassen usw. führen. Diese stehen an Stelle der in Fig. 206, *5* gezeichneten fädigen Wurzeln. In anderen Fällen können noch zwei weitere Blasen aus den oberen beiden Zellen des Wurzelknotens entstehen.

Wenn diese Organe nun auch an Stelle von Wurzelfäden stehen, sind sie doch nicht durchaus einzellig, sie besitzen vielmehr an ihrer Basis eine Zellscheibe, die einen Knoten darstellt, und führen außerdem an ihrer Spitze eine Gruppe von Zellen, die man wiederum als einen Knoten ansprechen kann. Das muß erwähnt werden, weil aus dem basalen Knoten der Bulbille (sichtbar in Fig. 206, *6* links) nicht bloß Rhizoiden, sondern auch schlauchige Reservestoffbehälter hervorgehen können, und weil außerdem bei der Keimung der basale wie der apikale Knoten Vorkeime zu liefern imstande ist. Die in Rede stehenden Gebilde rücken damit relativ nahe an die Sproßknöllchen der Chara stelligera

heran. Auch bei Lamprothamnus- und Lychnothamnus-Arten kommen solche Blasenbulbillen vor.

Die Wurzelknöllchen anderer Charen besitzen die großen Blasenzellen nicht. Sie gehen aber auch zurück auf die vier Zellen (Fig. 206, *4*) der Wurzelknoten. Aus diesen entstehen durch wiederholte Teilung ziemlich zahlreiche Zellen, welche sich mit Stärke füllen. Eine regelmäßige Lagerung der diese Knöllchen aufbauenden Elemente ist meistens kaum zu erkennen; da die peripher gelagerten sich halbkugelig vorwölben, gewinnt das Ganze ein Morusfrucht-ähnliches Aussehen. Das gilt u. a. für Chara fragifera und Ch. baltica, Arten, bei welchen ja auch (s. oben) Sproßknöllchen vorkommen. Beiderlei Knöllchen sind sich in diesen Fällen sehr ähnlich. Auch in der Keimung zeigen sich keine Differenzen.

Zellbau. Der Inhalt der Characeenzellen bietet kaum etwas besonderes, solange es sich um annähernd isodiametrische Elemente handelt. Die Zellen der Knoten z. B. haben den üblichen Kern ungefähr in der Mitte, die zahlreichen kleinen linsenförmigen Chromatophoren an der Peripherie gelagert; und dasselbe gilt mutatis mutandis auch für die Scheitelzellen und deren Segmente, solange sie nicht gestreckt sind. Wenn freilich die Internodien sich erheblich verlängern, dann beginnt zunächst eine Vermehrung der Kerne; während solche aber sonst in allen Regionen der Characeenpflanzen durch normale Mitose vollzogen wird, bemerkte hier zuerst SCHMITZ eine einfache Fragmentation. Die Kerne werden zerschnürt. STRASBURGER, JOHOW und KAISER haben die Angaben von SCHMITZ bestätigt, und seither sind die Vorgänge mehrfach der Diskussion unterzogen worden.

In den Schlauchzellen der Internodien usw. liegen die Chromatophoren wiederum ganz peripher, sehr nahe der Wand; sie sind oft in regelmäßigen Reihen zierlich geordnet (Fig. 208). Dabei fällt es auf, daß zwei Längsstreifen (*i*) an entgegengesetzten Seiten der Zelle frei bleiben und deshalb weiß erscheinen; sie verlaufen in den Blättern meist nur wenig schräg, in den Internodien aber sind sie etwas stärker schraubig gewunden. Die Chlorophyllkörner sind in eine dünne Plasmaschicht eingebettet, welche ruhig liegt und demnach auch jene selbst festhält; innerhalb dieser ruhenden Lage aber findet man das Plasma in einer ziemlich energischen Strömung, es vollzieht sich eine Rotationsbewegung, welche an der einen Seite der Zelle auf-, an der anderen absteigt (die Pfeile der Fig. 208 deuten das an). Die hellen Streifen pflegen die Grenze für die entgegengesetzten Strömungen darzustellen; in ihnen sind die Plasmateilchen ohne nennenswerte Bewegung (Interferenzstreifen).

Die Strömungen benachbarter Zellen sind nicht ohne Beziehungen zueinander, AL. BRAUN zeigte vielmehr, daß die Richtung der rotierenden Bewegung durch die ganze Pflanze gesetzmäßig geregelt ist. Sie steht in Beziehung zum morphologischen Aufbau der Sprosse und Wurzeln. Weiteres wird im allgemeinen Teil des Buches zu finden sein.

Die chlorophyllführende und die strömende Plasmamasse bilden zusammen einen dicken Wandbelag, der nun seinerseits eine große Vakuole einzuschließen pflegt; letztere wird, soweit man sieht, von den Bewegungen nicht beeinflußt.

Mitgeführt aber werden im Plasma noch mancherlei Einschlüsse, u. a. die sog. „Wimperkörperchen", über deren Natur man freilich keineswegs im reinen ist; sie wurden sogar als Parasiten angesprochen (vgl. OVERTON).

Alles, was soeben über die Zellen in den Characeensprossen gesagt wurde, gilt, was kaum verwunderlich, auch für die Wurzeln, nur fehlen natürlich in ihnen die gefärbten Chromatophoren.

Die Wand der Characeenzelle besteht aus normaler Zellulose. Die äußersten Schichten derselben quellen mehr oder weniger stark gallertartig auf, und in diese äußere Schleimschicht dürfte auch der kohlensaure Kalk eingelagert werden,

der sich bei manchen Chara-Arten ziemlich reichlich vorfindet. Absolut konstant freilich ist dieses Merkmal kaum; soweit ich sehe, können alle normal inkrustierten Arten gelegentlich fast oder ganz kalkfrei vorkommen.

Sexualorgane.

Außer der Vermehrung durch Knöllchen usw. besitzen die Characeen keine ungeschlechtliche Fortpflanzung. Um so ausgiebiger ist die geschlechtliche, sie erfolgt durch Antheridien und Oogonien. Die Antheridien sind im reifen Zustande leuchtend gelb bis rot gefärbte Kugeln, die Oogonien erscheinen als eiförmige Körper, welche von grünen Schläuchen spiralig nmwnnden sind (Fig. 207, *A*). Wegen dieser Umhüllung erhielten sie von AL. BRAUN den Namen Sporenknospen, später von SACHS den Namen Eiknospen. Will man nicht einfach von berindeten Oogonien reden, wie mir das mit CELAKOWSKI am natürlichsten erscheint, so ist der letzte Name zweifellos vorzuziehen.

Die Antheridien stehen immer terminal an Blättern, Blättchen usw., die Oogonien entspringen, soviel ich sehe, ganz allgemein aus dem unmittelbar unter dem Antheridium befindlichen (Basal-)Knoten. Äußerlich und auf den ersten Blick schauen freilich die Dinge etwas bunter aus, denn die zur Bildung von Sexualorganen verwendeten Blätter gehören bei den verschiedenen Gattungen verschiedenen Ordnungen an, und außerdem sind nicht wenige Arten diözisch. Auch bei den monözischen Spezies wird übrigens Selbstbefruchtung vielfach dadurch verhindert, daß die Oogonien sich viel später entwickeln als die Antheridien.

Die oben über die Stellungsverhältnisse der Oogonien und Antheridien gegebenen Regeln mögen nun zunächst an Chara erläutert werden. Hier stehen die Sexualorgane immer auf der ventralen Seite der Blätter, meist in ziemlich langer Reihe (vgl. Fig. 204, *2*). Sind die Arten monözisch, so ergibt sich das Bild der Fig. 207, *A*; das Oogon ist aufgerichtet, das Antheridium abwärts gekehrt; ist nur eins von beiden Organen gegeben, so ändert sich die Stellung nicht wesentlich.

An den sterilen Blättern der Charen bildet sich das älteste Blättchen in jedem Knoten auf der Bauchseite des ersteren; an den fertilen tritt nun stets ein Antheridium an Stelle jenes ersten Seitenorgans (*a* Fig. 204, *2*).

Es ist eben nichts anderes als ein metamorphes Blättchen, das seine Endzelle zum spermatozoidbildenden Organ umgestaltet, im übrigen bildet es wie jedes Blatt einen Basal-

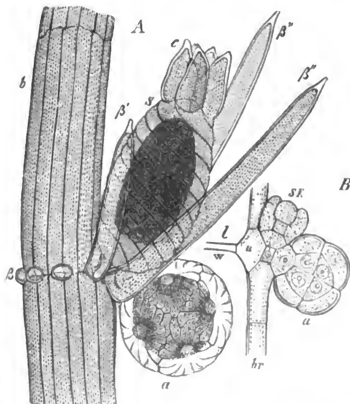


Fig. 207. *Chara fragilis* n. SACHS. *A* Blattstück mit Antheridium (*a*) und Eiknospe (*S*) im erwachsenen Zustande. *B* dass. im Jugendstadium. *SK* Eiknospe. *b* Blatt. *β*, *β'* Blättchen, *β''* Brakteolen. *c* Krönchen. *l*, *w* Internodien. *u* Blattknotenzelle. *br* Berindungslappen.

knoten, und dieser liefert (Fig. 207, *B*) in üblicher Weise nach unten hin einen Berindungslappen (*br*), nach oben hin aber die Eiknospe (*Sk*). Diese steht also an Stelle eines Achselsprosses oder eines oberen Rindenlappens, denn unmittelbar über der Eiknospe setzt die Berindung aus, wie aus Fig. 204, *2* leicht ersehen werden kann.

Der Basalknoten des Antheridiums bildet außer dem Oogonium an seinen Flanken noch zwei Blättchen (β'' Fig. 207, *A*), die Al. Braun Brakteolen nannte. Sie hüllen, zusammen mit einigen Blättchen (β'), welche aus dem Blatt, direkt hervorgehen, die Eiknospe etwas ein.

Bei rein männlichen Charen bleibt das Oogon einfach unentwickelt, bei weiblichen steht an Stelle des Antheridiums ein normales Blättchen, das man „Braktea“ nennen kann.

Von Chara weicht Lamprothamnus insofern ab, als die Oogonien zwar auch aus dem Basalknoten des Antheridiums hervorgehen, jedoch nicht an dessen innerer, sondern an der äußeren, vom Muttersproß abgekehrten Seite. Im erwachsenen Zustand erscheinen die fraglichen Gebilde deshalb gerade umgekehrt gestellt als bei Chara in Fig. 207.

Entwickelt Chara ihre Antheridien seitlich am Blatt, so bilden sie sich bei Nitella am Ende eines solchen; anders ausgedrückt am Ende der Hauptstrahlen eines Quirls. Die Terminalzelle des Blattes wird zum Antheridium, unter demselben entwickelt sich der unvermeidliche Knoten (Fig. 208, *A*), und aus diesem gehen dann zum mindesten einige Blättchen hervor; bei monözischen Arten entstehen aus ihm außerdem Oogonien. Die Anlage eines solchen ist z. B. in Fig. 209, *3* links unschwer erkennbar; ihr gegenüber hat sich ein Blättchen (*3*) entfaltet. Die Zahl der unter den Antheridien entwickelten Oogonien schwankt bei Nitella und ihren Verwandten (Tolypella) nicht unerheblich, doch dürfte die Zweizahl vorherrschen.

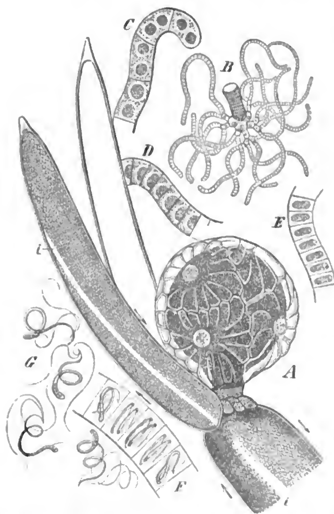


Fig. 208. *Nitella flexilis* n. Sachs. *A* fast reifes Antheridium am Ende eines Blattes; neben ihm zwei Blättchen. *B* Manubrium mit Köpfchen und spermatogenen Fäden. *C—F* Entwickelung der Spermatozoiden in den Fäden. *G* freie Spermatozoiden. *i* Interferenzstreifen.

Abweichungen von diesen Typen ergeben sich von selbst und brauchen nicht besprochen zu werden.

Antheridien.

Verfolgen wir nun die Entwickelung und den Aufbau der Sexualorgane im einzelnen, so finden wir, daß die Antheridien in ihren jüngsten Stufen ziemlich genau kugelige Zellen darstellen, welche einer oder zwei fast scheibenförmigen Zellen aufsitzen. Diese letzteren mögen

gleich als Basalzellen bezeichnet sein; sie grenzen direkt an den Knoten, welcher das Antheridium trägt und die oben erwähnten Blättchen produziert (Fig. 209, *1*, *2*); wenn sie auch manche Formveränderungen erfahren (Fig. 209, *3*), so teilen sie sich doch nicht mehr. Die von den Basalzellen getragene Kugelzelle wird zuerst durch eine Querwand, dann durch aufeinander senkrechte Längswände in vier obere und vier untere Oktanten zerlegt, und wenn das geschehen, zerfallen die letzteren durch je eine perikline Wand in eine äußere und eine innere Zelle, wie aus Fig. 209, *1* ersichtlich ist. Die innere Zelle wird nochmals in gleicher Weise zerschnitten, und so besteht jeder Oktant aus einer äußeren (*w*), einer mittleren (*m*) und einer inneren (*k*) Zelle (Fig. 209, *2*).

Ist dies Stadium erreicht, so wachsen die verschiedenen Teile nicht mehr gleichmäßig weiter; die peripheren Zellen (*w*) zeigen starkes Flächenwachstum, infolgedessen entsteht in der Mitte des jungen Antheridiums ein Hohlraum, in welchen die Zellen *m*, die sich inzwischen radial gestreckt haben, säulenartig hineinragen; sie tragen an ihrem inneren Ende die abgerundeten Zellen *k*, welche zwar Auswüchse (*f*) treiben, aber sich noch berühren und sich auf die Basalzelle (*b*) auflegen, die sich inzwischen columellaartig in den entstehenden Hohlraum vorgewölbt hat (Fig. 209, *3*.)

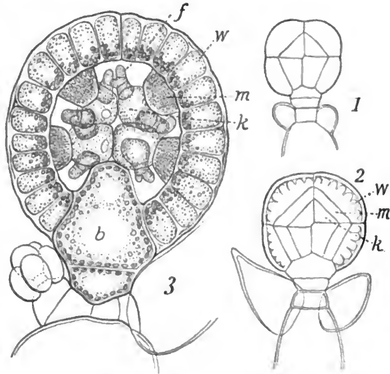


Fig. 209. *Nitella flexilis* n. SACHS. *1—3* Antheridien in verschiedenen Entwickelungsstufen. *w* Wand. *m* Manubrium. *k* Köpfchen. *f* spermatogene Fäden. *b* Basalzelle.

Damit sind aber alle wesentlichen Bestandteile des Antheridiums gegeben, die wir nun im einzelnen betrachten: die Wand (*w*), die Manubrien (*m*) und die Köpfchen (*k*) mit den spermatogenen Fäden (*f*).

Ihrer Entstehung gemäß baut sich die Wand aus acht flachen, gekrümmten Zellen auf, die den Namen „Schilder" führen. Die Oktantenwände, welche sie einst sonderten, sind noch immer erkennbar; die vier oberen Schilder sind dreiseitig, die vier unteren aber unregelmäßig vierseitig, wenn man will, dreiseitig mit einer abgestutzten Ecke; sie umfassen eben gemeinsam die Basalzelle.

Von den Seitenwänden der Schilder dringen (Fig. 208, *A*) Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte vor, berühren sich aber nicht. So entsteht ein System von Kammern, das auf Längsschnitten (Fig. 209, *3*) zahlreiche Zellen vortäuschen kann. Die Schilder enthalten in der Jugend reichlich Chlorophyllkörner, diese wandeln sich aber später zu roten Körpern um; natürlich sind sie die Ursache der oben erwähnten charakteristischen Färbung. Die Chlorophyllkörper, wie deren Derivate, halten sich stets an der einwärts gekehrten Wand der Schilder.

Die Manubrien (Griffe) sind jeweils in Einzahl der Mitte der Schilder aufgeheftet; sie erscheinen auch später noch säulenförmig und bedürfen keiner

weiteren Erörterung; dasselbe könnte auch von den Köpfchenzellen als solchen gelten, wenn sie nicht ihrerseits zahlreichen anderen Zellen den Ursprung gäben. Jede liefert nämlich an ihrer Peripherie ungefähr sechs Zellchen (sekundäre Köpfchen) und von diesen entspringen dann je vier lange Fäden, welche in den Hohlraum des Antheridiums einwachsen und diesen gemeinsam mit den von den anderen Köpfchen stammenden im bunten Gewirr ausfüllen. Der Zusammenhang der Fäden mit den Manubrien ist leicht erkennbar, wenn man sie durch Druck freilegt (Fig. 208, *B*).

Die Fäden muß man, wie oben geschehen, als spermatogene bezeichnen. Sie teilen sich in zahlreiche kurz-scheibenförmige Zellen mit großem Kern und aus jeder einzelnen wird (Fig. 208) ein schraubig gewundenes Spermatozoid mit zwei Geißeln gebildet. Wie das im einzelnen geschieht, berichten wir im allgemeinen Teile des Buches.

Die Spermatozoiden gelangen dadurch ins Wasser, daß die Schilder sich voneinander lösen, so werden die spermatogenen Fäden frei und entlassen dann durch Aufquellen der Wand die männlichen Schwärmer.

Oogonien. Die Eiknospen der Characeen (Fig. 210, *5*, 207, *A*) besitzen in der Mitte ein großes, längliches Oogonium mit mäßig dicker Membran, das von der eigentlichen Eizelle ganz ausgefüllt wird. Das Oogon wird von fünf schraubig gewundenen Schläuchen (*schl*) umhüllt, die unten aus einem Knoten entspringen und oben über dem Oogonium zusammenneigen. Jeder Hüllschlauch endet bei Chara (Fig. 207, *A*, *c*) mit einer, bei Nitella (Fig. 210, *3 kr*) mit zwei meist kurzen Zellen, sie bilden zusammen das sog. Krönchen.

Dies zur vorläufigen Orientierung. Verfolgen wir die Entwickelung, so gleicht die erste Anlage einer Eiknospe einem dreizelligen Sprößchen (Fig. 210, *1*). Die Endzelle (*e*) derselben wird zur Eizelle resp. zum Oogon, die dritte Zelle von oben bildet ohne weitere Teilungen den Stiel, der bei Chara (Fig. 207, *B*) kaum, bei Nitella wenigstens später ziemlich deutlich in die Erscheinung tritt. Der Stiel ist einem Internodium vergleichbar, dann entspricht die über ihm stehende (zweite) Zelle einem Knoten, und tatsächlich teilt sie sich auch in eine zentrale und fünf periphere Zellen (Fig. 210, *1*, *2*). Letztere wölben sich vor und wachsen zu den Hüllschläuchen aus (Fig. 210, *3*). Diese sind nur in den jüngsten Stadien einzellig; sehr zeitig werden durch eine resp. zwei Querwände die Krönchenzellen abgeschnitten (Fig. 210, *3*) und man kann oft sehen, daß die eigentlichen Hüllschläuche zunächst kaum länger sind als die Krönchenzellen. Während nun erstere relativ klein bleiben, strecken sich die letzteren ganz erheblich und heben das Krönchen empor. Sie umstehen anfangs noch das Oogonium wie gerade Palissaden, später aber krümmen sie sich alle gleichsinnig schraubenförmig. Die anfangs schwachen Windungen (Fig. 210, *5*) werden später so stark, daß die Eiknospe einem mit Tauen gleichmäßig umwickelten Körper gleicht.

Während dieser Zeit ist das Oogonium nicht bloß ungemein angeschwollen, es hat auch große Mengen von Reservestoffen (besonders Stärke) gespeichert und zudem an seinem Scheitel eine Ansammlung farblosen, feinkörnigen Plasmas erhalten, die von Stärke ganz frei ist. Das ist der Empfängnisfleck.

Soweit verhalten sich die verschiedenen Characeengattungen übereinstimmend; im Innern der Oogonien aber spielen sich bei Chara und Nitella etwas verschiedene Prozesse ab.

Schon Al. Braun beschrieb an der Basis der Oogonien von Nitella drei sukzessive entstehende Zellen (Fig. 210, *5 w*), die er Wendungszellen nannte, und Goebel zeigte, daß dieselben schon sehr früh in der durch Fig. 210, *2—4* gegebenen Reihenfolge entwickelt werden. Die älteren Angaben von Al. Braun und Goetz treffen kaum zu.

Die erste Wand, welche Wendungszelle 1 (*w'* Fig. 210) liefert, ist eine Längswand, wenn sie auch ein wenig uhrglasartig und schräg gestellt ist; die zweite Wand, welche *w''* Fig. 210, *3* produziert, wird man nach dem oben genannten Bilde für eine Längswand halten; allein der Querschnitt (Fig. 210, *4*) ruft Bedenken wach, weil die fragliche Wand auf ihm an zwei Stellen zum Vorschein kommt (*w''* oben und *w''* unten). Allein GOEBEL glaubt doch, daß eine — allerdings stark verschobene Längswand vorliege. Ich verweise auf seine Ausführungen. Wendezelle 3 wird dann durch eine Wand gebildet, die ungefähr der punktierten Linie *w''* in Fig. 210, *3* entspricht, und danach ist sie ohne Zweifel eine Querwand.

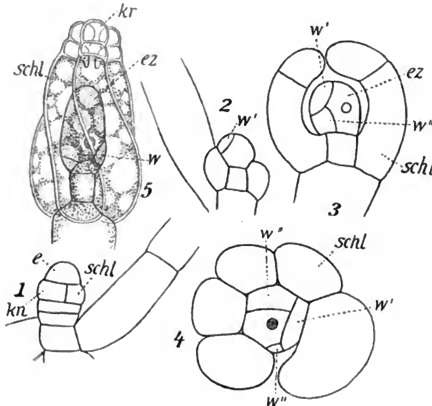


Fig. 210. *Nitella* n. SACHS u. GOEBEL. *1—3* junge Oogonien im Längsschnitt. *4* dass. im Querschnitt. *5* etwas älteres Oogon von der Seite gesehen. *e* resp. *ez* Eizelle. *schl* Hüllschläuche. *kr* Krönchen. *kn* Knoten. *w*, *w'*, *w''* Wendezellen.

Gibt man GOEBEL in der Bezeichnung der drei aufeinander folgenden Wände als Längs- und Querwände recht, was freilich nicht unbedingt nötig ist, so wird man auch seiner weiteren Annahme zustimmen, wonach jene drei Wände den ersten drei Teilungen im Antheridium entsprechen, welche die Oktanten liefern. Antheridium und Oogonium wären, wie schon CELAKOWSKI betonte, homolog, und im letzteren wäre nur ein Oktant fertil, die übrigen erschienen schon zur Zeit ihrer Entstehung reduziert. Ein Bedenken gegen diese Auffassung scheint mir freilich in der Tatsache zu liegen, daß die erste Wand im Antheridium eine Querwand, im Oogon eine Längswand ist.

Von GOETZ wurden die Wendungszellen als Andeutungen dafür angesehen, daß das Oogon einst eine aus vielen Zellen zusammengesetzte Wand besaß, daß das Ganze eine Art Archegonium war, von dessen Wand nur noch spärliche Reste übrig sind. Die Sache läßt sich aber momentan nicht erweisen.

Bei Chara finden wir nur eine einzige Wendungszelle, und die wird einfach durch eine Querwand an der Basis des Oogons abgeschnitten.

Bei der Eireife sind an dem Eikern der Chara Besonderheiten nicht zu erkennen. Auch eine Reduktionsteilung konnte weder durch Goetz, noch durch Debski an irgendeiner Stelle nachgewiesen werden. Das letztere gilt auch für Nitella. Hier aber fand Goetz im Oogon neben dem Eikern einen zweiten, kleineren, der später, soweit man sieht, aufgelöst wird. Seine Entstehung konnte leider nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

Schon die älteren Autoren und neuerdings Ernst haben allerlei Mißbildungen der Eiknöspchen bei Charen und Nitellen beschrieben. Wir finden da ganz abnorme Teilung der Oogoniumanlage, besondere Ausgestaltung der Wendezellen auf der einen, Entwickelung von spermatogenen Fäden in den Eiknospen auf der anderen Seite. Dazu kommt eventuell eine Isolierung der Oogoniumhüllschläuche usw. Demnach können äußerst bunte Bilder entstehen. Vorläufig bieten aber diese an sich interessanten Monstrositäten, soweit ich sehe, noch keine ausreichende Handhabe zur Klärung prinzipieller morphologischer Fragen.

Befruchtung. Wir erwähnten oben kurz, daß die Hüllschläuche über dem Scheitel des Oogoniums zusammenschließen; die Sache ist aber etwas komplizierter, als es nach jener Notiz schien. de Bary zeigte nämlich, daß die Hüllschläuche an ihrem apikalen Ende (unter dem Krönchen) etwas aufschwellen. Dadurch legen sie sich an jener Stelle nicht bloß seitlich fest zusammen, sondern schieben sich auch gegen die Mitte derart vor, daß nur ein enger Kanal zwischen ihnen frei bleibt. Der Kanal freilich ist nur ganz kurz; er erweitert sich nach oben gegen das Krönchen nicht unerheblich und ebenso gegen die Spitze des Oogoniums. Es ist also hier ein Raum vorhanden, der mit einer Sanduhr verglichen werden mag. Dieser ist zunächst völlig geschlossen, weil die Zellen des Krönchens so fest zusammenliegen, daß kein Spalt zwischen ihnen bleibt. Die Spermatozoiden aber müssen hinein, falls überhaupt eine Befruchtung Platz greifen soll. Es wird aber auch ein Weg geschaffen; denn unmittelbar unter dem Krönchen weichen die Hüllfäden seitlich auseinander und öffnen damit Spalten, in welche ein Einschlüpfen möglich ist. In anderen Fällen zerreißen die Hüllfäden dicht unter der Krone.

Die herbeieilenden Spermatozoiden dringen nun, wie de Bary konstatierte, durch die so oder so geschaffene Öffnung ein, gelangen erst in den oberen, später in den unteren Raum der „Sanduhr“ und erreichen dann den Empfängnisfleck des Eies, weil inzwischen die Membran des Oogoniums, welche ihn bedeckte, in dünnen Schleim umgewandelt wurde.

Goetz fand, daß ein Spermatozoid eindringt. Der Eikern liegt ganz an der Basis des Oogons, und so wandert der Spermakern durch das ganze Ei hindurch auf diesen zu, um mit ihm zu verschmelzen. Ist das geschehen, so findet eine rückläufige Bewegung statt; der Zygotenkern begibt sich wieder an das Vorderende des Eies in die dichte Plasmamasse, die hier, wie es scheint, dauernd erhalten bleibt.

Inzwischen hat auch die Umgebung des befruchteten Eies (der Oospore) Veränderungen erfahren. Zunächst erhielt dasselbe eine derbe Membran, die anfangs farblos, schließlich gelb bis braun wird. Nach Overton handelt es sich hier um die membrana propria des Oogons. Doch dabei bleibt es nicht. Diejenigen Teile der Hüllschläuche, welche der Oosporenwand anliegen, verdicken sich ebenfalls, färben sich braun bis schwarz und verholzen nach de Bary, nach Overton sind sie indessen verkorkt. So entsteht eine feste Schutzwand. Diese kann, je nach der Spezies, glatt sein, kann Poren usw. aufweisen und kann schließlich spiralige Zeichnung besitzen, die genau der Lage der Hüllschläuche entspricht. Letzteres hat seinen Grund darin, daß auch diejenigen Wände der Hüllschläuche, welche sich untereinander berühren, verdickt, verkorkt und gefärbt werden. So werden also schraubig gewundene Leisten der inneren Hüllhaut aufgesetzt.

Während alle jene Veränderungen sich vollziehen, gehen die Chlorophyllkörper der Hüllschläuche in rote Körner über, die zeitweilig das ihrige zur Färbung der Oosporenfrucht beitragen. Später freilich gehen sie, wie überhaupt der Inhalt der Hüllschläuche, verloren, denn die nicht verholzten Außenwände derselben werden zerstört, ebenso das Krönchen usw.

Ist die Korkwand der Oospore fertig gestellt, so bildet sich um sie bei vielen Chara-Arten, aber nicht bei allen, auch nicht bei Nitella usw., noch ein Kalkmantel. Der Kalk wird in den Hüllschläuchen abgelagert, wie es scheint erst dann, wenn sie im Absterben begriffen sind; er ist nach MIGULA geschichtet. Das Krönchen verkalkt ebensowenig wie die Stielzelle. Faulen dann die organischen Teile heraus, dann resultiert ein aus schraubigen Stücken aufgebauter Mantel, der an seiner Basis geöffnet ist. So findet man Reste der Charenfrüchte auch im fossilen Zustande.

Parthenogenesis. Eine der berühmtesten Chara-Arten ist die Chara crinita. Sie kommt in Deutschland besonders an den Küsten in brackigem Wasser vor, verschmäht aber auch im Binnenlande salzhaltige Gewässer nicht; sie geht außerdem durch fast ganz Europa und erstreckt sich auch auf die übrigen Festländer der nördlichen Hemisphäre. An zahlreichen Standorten, z. B. an allen deutschen, kamen aber bislang nur weibliche Exemplare zur Beobachtung und infolgedessen kann hier von einer Befruchtung aller Oogonien auch dann nicht die Rede sein, wenn ganz vereinzelte männliche Pflanzen der Beobachtung sollten entgangen sein. Trotzdem entwickeln sich überall normale, keimfähige Oosporenfrüchte, und schon danach ist kein Zweifel, daß hier ein eklatanter Fall von Parthenogenesis vorliegt. Versuche MIGULA's und anderer bestätigen die Sache noch zum Überfluß. Trotzdem fehlen Antheridien von Chara crinita nicht absolut, männliche Pflanzen werden von vier Standorten (s. MIGULA) angegeben (Siebenbürgen, Kaspisches Meer, Piräus und Frankreich), und es mögen schon noch einige mehr mit der Zeit gefunden werden. Hier ist also Befruchtung nicht ausgeschlossen, wie weit solche wirklich erfolgt, ist nicht genügend untersucht.

Verwandtschaft. Der komplizierte Aufbau des Sproßsystems bei den Charen hat nicht seinesgleichen unter den typischen Chlorophyceen, sie alle sind viel einfacher gebaut, und auch unter Phaeo- wie Rhodophyceen findet sich nichts direkt Vergleichbares. Immerhin werden wir in diesen Gruppen wenigstens Fälle zu verzeichnen haben, in welchen sich „Blätter, Achselsprosse" usw. in ähnlicher Weise unterscheiden lassen wie bei Chara und bei den höheren Pflanzen. Wir werden unten zeigen, daß die Bezeichnung Blatt usw. für jene Fälle nicht unerläßlich ist; man kommt sehr gut z. B. bei den Rhodomelaceen aus, wenn man von Kurztrieben, Langtrieben usw. redet unter der Voraussetzung, daß sich der typische Sproß nach verschiedenen Richtungen hin metamorphosiert hat; das gilt auch für Chara. Trotzdem habe ich im Vorstehenden die übliche Terminologie angewandt, weil sie die bequemere ist.

Ebensowenig wie der Sproßaufbau haben die Fortpflanzungsorgane der Characeen mit denjenigen der Chlorophyceen nennenswerte Ähnlichkeit. Die einzigen Anklänge finden sich bei Coleochaete in der Umhüllung des Oogoniums, und das war für SACHS ein Grund, beide zu seinen Carposporeen zu stellen. Allein DE BARY hat darauf hingewiesen, daß diese Zusammenfassung untunlich sei; er betrachtet die Characeen als eine besondere Gruppe, gleichwertig etwa den Fucaceen, Florideen usw. und meint, man könne sie event. durch Vermittelung der Siphoneen mit den Grünalgen verknüpfen. Auch WILLE redet von einem Anschluß an die Siphoneen.

Allein mit der Zeit scheint mir die Neigung, die Charales von den grünen Algen zu trennen, immer größer geworden zu sein, und ich persönlich teile dieselben so sehr, daß ich zeitweilig Zweifel hegte, ob ich die fragliche Gruppe in

mein Buch aufnehmen sollte. Ich habe es eigentlich nur getan auf Zureden von Fachgenossen, die anderer Meinung waren, und die mich auch überzeugten, daß diese Meinung vertretbar sei.

Meine Zweifel gründeten sich auf Erwägungen, die seit HOFMEISTER's Zeiten hervorgetreten und besonders durch COHN, PRINGSHEIM, BENNET, VINES, CARUEL, CLAVAUD, GOETZ und manche andere angestellt sind. Solche beziehen sich auf einen Vergleich der Characeen mit den Moosen. Die Sache ging so weit, daß COHN unsere Familie als Phycobrya bezeichnete und sie als niederste Gruppe zu den Bryophyten stellen oder sie doch als Übergangsglied von den Algen zu den Moosen ansehen wollte.

Das Viele, was über diesen Punkt diskutiert worden ist, zu wiederholen, scheint mir unnötig. Ich betone nur weniges. Der Vergleich mit den Moosen hinkt deshalb, weil, wie PRINGSHEIM, BENNET u. a. betont haben, der Generationswechsel jener Gruppe bei den Charen nicht auffindbar ist; der Sporophyt fehlt eben einfach und ist auch kaum in den Entwickelungsgang hineinzudisputieren, wie das VINES u. a. versucht haben.

In den Vorkeimen dagegen ist zweifellos eine Ähnlichkeit zwischen Moosen und Charen gegeben. Allein wenn der Leser sich weiter unten die vielen Jugendstadien der Florideen anschaut, die auch manche Ähnlichkeiten mit denen der Moose aufweisen, so wird er kaum annehmen wollen, daß diese eine Verwandtschaft begründen. Sie sind eine der variablen Formen, unter denen junge Pflanzen erstarken und Substrate von bestimmter Art besiedeln.

Aber die Sexualorgane! Die Hüllschläuche der Oogonien sind sekundäre Bildungen, die für Verwandtschaften nichts beweisen; etwas besonderes sind nur die Wendezellen. Sie fehlen anderen Algen; man könnte sie als Andeutungen einer Archegonbildung ansehen, allein wir zeigten oben schon, daß eine einfachere Deutung dieser Vorgänge mit GOEBEL wenigstens möglich ist. So bleiben nur die Antheridien mit ihrer eigenartigen Spermatozoidbildung; ich wüßte auch gar nichts, was man dem unter grünen, braunen und roten Algen an die Seite stellen könnte, und das ist einer der Hauptgründe, weswegen ich der Vereinigung der Charen mit jenen widerstrebe. Freilich das ist nur etwas Negatives, Positives vermag ich nicht zu bieten, und indem ich hoffe, daß die Zukunft Licht in die recht dunkle Frage bringt, kann ich nur noch betonen, daß mir ein zu enger Anschluß der Charen an die Moose auch nicht einleuchten will. Sie stehen für mich zunächst völlig einsam da.

Literatur.

BARY, A. DE, Keimungsgeschichte der Charen. Bot. Ztg. 1875. **33.** p. 377.
—— Über den Befruchtungsvorgang der Charen. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse, Berlin 1871.
BENNET, A. W., On the structure and affinities of Characeae. Journ. of bot. 1878. p. 202.
—— A few last words on Chara. Das. 1879.
BRAUN, AL., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin 1852/53.
—— Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882.
—— Characeen. Kryptogamen-Flora von Schlesien, herausg. v. F. COHN. 1876.
CARUEL, T., On the place of Characeae in the natural system. Journ. of bot. 1878. p. 258.
ČELAKOWSKY, Über die morphologische Bedeutung der sog. Sporensprößchen der Characeen. Flora 1878. **61.** 49.
CLAVAUD, M., Sur la place qu'occupent les Characées dans la série végétale. Bull. soc. Linnéenne de Bordeaux. **37.** 4e sér. T. 8. p. 15.

Cohn, F., Grundzüge einer neuen natürlichen Anordnung der kryptogamischen Pflanzen. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1871. p. 33.
—— Über mein Thallophytensystem. Daselbst 1879. p. 279.
Debski, B., Weitere Beobachtungen an Chara fragilis. Desv. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. **32.**
Ernst, A., Über Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill.) Kützing. Flora 1901. **88.** p. 1—36.
Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen. 1. Heft. Marburg 1902. Auch in Flora 1896. **83.** 1898. **85.**
Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 11. Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902. **90.** p. 279.
Goetz, G., Entwickelung der Eiknospe bei den Characeen. Botan. Ztg. 1899. **57.**
Johow, Fr., Die Zellkerne von Chara foetida. Das. 1881. **39.** p. 729.
Kaiser, O., Über Kernteilung der Characeen. Das. 1896. **54.** p. 61.
Kühne, W., Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. Zeitschr. für Biologie' 1897. **35.** 43. 1898. **36.** 1.
Migula, W., Die Characeen. Rabenhorst's Kryptogamenflora **5.** 1897.
—— Synopsis Characearum europaearum usw. Auszug aus Rabenhorst. Leipzig 1897.
Nägeli, C., Über die Rotationsströmung der Charen. Beitr. z. wiss. Botanik 1860. **3.** p. 61.
Nordstedt, O., Några iaktagelser öf Characeernas groning. Lund's Univers. Årsskrifter 1865. **2.**
—— De Algis etc. Characeis. Das. 1880. **12.** 1889. **25.**
—— u. Wahlstedt, Über die Keimung der Characeen. Flora 1875. p. 94.
Overton, E., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. Bot. Zentralbl. 1890. **44.** p. 1.
Pringsheim, N., Über die Vorkeime der Charen. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Math.-phys. Kl., 1862. Ges. Abh. **1.**
—— Über die Vorkeime und die nacktfüßigen Zweige der Charen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1862. **3.** Ges. Abh. **1.**
Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora 1894. **78.** p. 399.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. Auch in Goebel, Grundzüge der Systematik. Leipzig 1882.
Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Naturw. 1879. p. 345.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl.
Thuret, G., Sur les anthéridies des Cryptogames. Ann. des sc. nat. bot. 1851. 3e sér. **14.** p. 16.
Vines, S., H., Apospory in Characeae. Ann. of bot. 1887/88. **1.** p. 177.
—— The Pro-Embryo of Chara: An essay in morphology. Journ. of bot. 1878. p. 355.

VIII. Phaeophyceae.

Den Chlorophyceen stehen als ebenbürtige Gruppe die Phaephyceen zur Seite. Unter diesem Namen faßt man seit langer Zeit zahlreiche Meeresalgen zusammen, deren Zellen braune bis gelbe Chromatophoren beherbergen. Diese bilden, soweit bekannt, niemals Stärke, wohl aber Öl und andere noch undefinierte Produkte. Ganz ähnlich wie bei den Chlorophyceen bleibt auch bei unserer Abteilung die Form der beweglichen Zellen, mögen das nun Zoosporen oder Gameten sein, konstant, und zwar finden wir dieses Mal birn- bis spindelförmige Körper, deren Cilien stets seitlich inseriert sind, so zwar, daß eine Geißel in der Bewegung nach vorn, die andere nach rückwärts gerichtet ist. Die Geißeln stehen meistens in der Nähe des rotbraunen Augenfleckes, und dieser pflegt seinerseits einem gelben Plattenchromatophor angeheftet zu sein, das am Hinterende des ganzen Zellchens liegt (Fig. 211, *1*). Von der letzten Regel kommen insofern Abweichungen vor, als in gewissen relativ seltenen Fällen die Farbstoffträger in Mehrzahl zugegen sind.

Wir versuchen die große Gruppe in drei Abteilungen zu zerlegen, und zwar unterscheiden wir:

a. **Phaeosporeae.** Fortpflanzung durch Zoosporen und daneben meistens durch Gameten, welche mindestens zeitweilig mit Hilfe von Geißeln frei beweglich sind.

b. **Akinetosporeae.** Geschlechtliche Fortpflanzung nicht oder unvollständig bekannt, wie überhaupt die ganze Entwickelung. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche Zellen von spezifischer Form.

c. **Cyclosporeae.** Geschlechtliche Fortpflanzung durch große, unbewegliche, nackte Eier und kleine, leichtbewegliche Spermatozoiden. Ungeschlechtliche Fortpflanzung, wo vorhanden, durch unbewegliche, nackte Sporen.

Ich bin mit dieser Einteilung im wesentlichen Kjellman und seinen Vorgängern gefolgt, ich glaube auch, daß die erste und dritte Gruppe einigermaßen natürlich sind, die Aufstellung der zweiten dagegen ist, wie mir scheint, hauptsächlich vom berüchtigten systematischen Gefühl diktiert worden oder, wenn man will, von einer gewissen Unsicherheit. Kjellman deutet das auch an. Jede neue Untersuchung dieser Gruppe kann Überraschungen bringen.

Bezüglich der Namen will ich bemerken, daß Phaeosporales, Akinetales und Cyclosporales oder Cyclales mit Engler zu sagen wohl konsequenter wäre, aber ich finde die Endungen in diesem Falle wenig schön.

a. Phaeosporeae.

Wir unterscheiden vier Gruppen.

1. **Ectocarpaceae.** Der Thallus bildet verzweigte Fäden oder mannigfach gestaltete Körper, die sich onto- oder phylogenetisch auf Fäden zurückführen lassen. Wachstum meistens interkalar, typische Scheitelzellen sind nur ausnahmsweise vorhanden. Gameten annähernd gleichgestaltet.

2. **Cutleriaceae.** Thalli verschieden gestaltet, alle mit trichothallischem Wachstum. Männliche und weibliche Gameten in Größe sehr verschieden.

3. **Sphacelariaceae.** Meist stark verzweigte Sprosse mit geradezu auffallender Scheitelzelle und sehr regelmäßiger Verzweigung. Gameten annähernd gleich.

4. **Laminariaceae.** Große bis größte Tange mit festem, oft weit differenziertem Gewebe. Wachstum erfolgt durch eine interkalare Vegetationszone. Gameten unbekannt. Zoosporangien umgeben von sog. Paraphysen.

Die Fortpflanzungserscheinungen sind bei allen Phaeosporeen relativ so gleichartig, daß wir diese zweckmäßig unten im Zusammenhang behandeln.

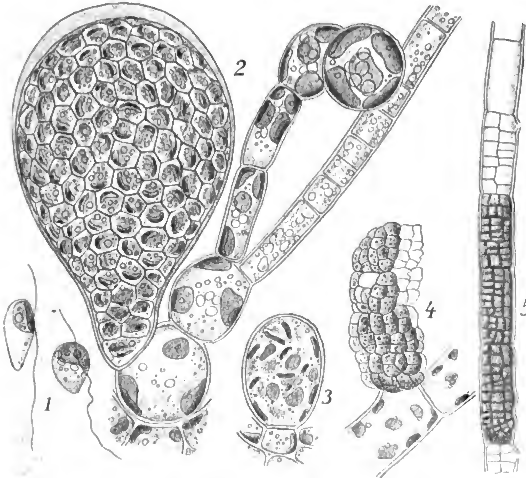


Fig. 211. *1* Schwärmer eines *Ectocarpus* n. Kuckuck. *2* fast reifes unilokuläres Sporangium von *Spermatochnus paradoxus*. *3* dasselbe im Jugendstadium. *4* plurilokuläres Sporangium von *Ect. Reinboldii* Reinke. *5* dass. von *Pogotrichum filiforme*; *2—5* n. Reinke's Atlas.

Getrennt dagegen besprechen wir den vegetativen Aufbau der soeben erwähnten Familien. Zum Verständnis schicken wir nur voraus, daß fast allen Phaeosporeen gemeinsam ist der Besitz von zweierlei Fortpflanzungsorganen, uni- und plurilokulären (multilokulären) Sporangien (Fig. 211). Die letzteren darf man nach den heute vorliegenden Erfahrungen unbedingt Gametangien nennen; die ersteren wären danach als Zoosporangien zu bezeichnen.

Die unilokulären Sporangien (Fig. 211, *2*) sind mit Vorliebe ei- bis kugelförmig; gewöhnlich entlassen sie zahlreiche Schwärmer, welche zu keiner Zeit ihrer Entstehung durch feste Wände voneinander geschieden sind; die plurilokulären Sp. dagegen sind meist schmäler, schoten- oder fadenförmig (Fig. 211, *4*, *5*); sie wurden daher besonders früher als Trichosporangien bezeichnet. Zwecks Schwärmerbildung zerfallen eine oder mehrere benachbarte Zellen durch senkrecht aufeinander stehende, feste Wände in zahlreiche kleinere, und aus jedem solchen Zellchen schlüpft dann ein Schwärmer (Gamet) aus.

Vegetationsorgane der Phaeosporeen.

1. Ectocarpaceae.

Mit Ausnahme der Pleurocladia lacustris (s. Klebahn, Wille) und noch einiger weniger anderer Formen gehört die oben genannte Familie dem Meere an. Ihre Vertreter dringen aber ziemlich weit und leicht ins Brackwasser vor, sie werden deshalb z. B. im finnischen Meerbusen noch recht reichlich angetroffen.

Ungeheure Mengen von Ectocarpaceen beherbergen die nordischen, die nordatlantischen und wohl auch die nordpazifischen Regionen; von dort aus gehen sie auch in die wärmeren Meere, das Mittelmeer z. B. beherbergt sie reichlich. Wie es in den rein tropischen, in den australischen usw. Meeren mit Ectocarpeen bestellt ist, ist mir nicht genügend bekannt. Sie fehlen dort ja nicht, treten aber, soviel ich sehe, nicht so stark in den Vordergrund wie an den ersterwähnten Orten.

Die einzelnen Zellen, welche die Fäden, Thalli usw. der Ectocarpaceen aufbauen, scheinen bei allen Gliedern der Familie im wesentlichen gleich zu sein. Das stark vakuolige Plasma enthält einen Kern; die ledergelben Chromatophoren sind plattenförmig, bald einfach, bald gelappt, geschlitzt oder sonst gegliedert. Pyrenoidähnliche Gebilde werden beobachtet; darüber, wie über die Assimilationsprodukte resp. Reservesubstanzen wird im Kapitel „Chromatophoren“ resp. „Assimilation“ das nötige gesagt werden..

Die Zellwand dürfte in den typischen Fällen nicht übermäßig von derjenigen höherer Pflanzen abweichen. Sauvageau fand bei Ectocarpus fulvescens eine Art Cuticula, welche die ganzen Zellreihen wie ein zusammenhängender Mantel überzieht. Es folgt auf diesen nach Innen eine Mittelschicht, welche in die Mittellamellen der Querwände übergeht, und eine Innenschicht, welche direkt an das Plasma jeder Zelle grenzt. In allen drei Schichten findet sich Pektinsubstanz, in der äußersten wohl am meisten (dazu in eigenartiger Form), in der innersten am wenigsten. In letzterer ist dafür um so mehr Zellulose nachweisbar. Wie sich die Dinge bei den stark verschleimten Membranen verhalten, die ja gerade hier häufig vorkommen, wird nirgends befriedigend angegeben.

Dem Versuch, die verschiedenen Formen der Ectocarpaceen in ein gewisses System zu bringen oder sie dem Leser übersichtlich darzustellen, möchte ich wohl als Motto das alte *πάντα ῥεῖ* voranstellen. Denn es variiren nicht bloß Gattungen und Arten in ihren vegetativen und sexuellen Organen außerordentlich, sondern es fluten noch mehr die Meinungen der Autoren über Begrenzung und Zusammengehörigkeit der Gattungen und Gruppen unstet hin und her. Man sehe nur einmal unter anderen SAUVAGEAU's Arbeit über Myrionema, besonders in ihrem historischen Teil an; Arten und Gattungen wirbeln dort durcheinander wie Schneeflocken, um erst langsam zur Ruhe zu kommen.

Die Unsicherheit hat ihren Grund nicht bloß in der bereits erwähnten Variabilität der Formen, sondern noch mehr in den unzureichenden Untersuchungen, welche bis dato vorliegen. Die alten Autoren beschrieben alles nur äußerlich, und erst in neuerer Zeit haben THURET, BORNET, REINKE, JANCZEWSKI, KUCKUCK, SAUVAGEAU, KJELLMAN u. a. dafür gesorgt, daß auch über die Anatomie und das Wachstum einiges bekannt wurde. Wenn trotzdem gerade hier noch zahlreiche Lücken klaffen, so soll am wenigsten den genannten Autoren daraus ein Vorwurf gemacht werden. Die Ectocarpaceen sträuben sich vielfach noch hartnäckig gegen eine dauernde rationelle Kultur, und deshalb mußten eben häufig Bruchstücke publiziert werden, welche das wiedergeben, was mehr oder weniger zufällig dem Beobachter in die Hand fiel, der längere Zeit am Meer verweilte.

FARLOW, KJELLMAN u. a. haben die hier zu besprechenden Formen in eine große Anzahl kleiner Familien untergebracht. Ich vermag dem schon aus praktischen Gründen der Darstellung nicht zu folgen, ziehe aber auch sonst REINKE's Vorschlag vor, eine große Familie „Ectocarpaceae" festzuhalten und diese dann nach Bedarf in Unterabteilungen zu gliedern. Dies Verfahren scheint mir besonders wegen der vielen Übergänge nützlich, welche von einer zur anderen Gruppe zweifellos vorkommen, und wegen der Ähnlichkeiten, welche scheinbar fernstehende Formen doch wieder in Einzelpunkten nähern.

Die in den folgenden Zeilen vorgenommene Gruppierung der Unterabteilungen gründet sich im wesentlichen auf REINKE's und KUCKUCK's Untersuchungen sowie auf KJELLMAN's Angaben. Von allen weicht sie in Einzelheiten ab. Es schien mir indes nicht erforderlich, jedesmal oder überall die Gründe für die Abweichungen zu diskutieren. Das hätte in einem Handbuche zu weit geführt.

Ohnehin sind die verschiedenen Gruppierungsversuche, wie auch REINKE hervorhebt, Provisorien, und zudem ist das Prinzip unserer ganzen Einteilung völlig einseitig: Wir sondern die Ectocarpaceen nach dem Aufbau der Vegetationsorgane und vernachlässigen die Fortpflanzung, weil unsere Kenntnisse über sie zu gering sind.

Da aber bekanntlich die Außenwelt heterogenen Formen oft den gleichen Stempel aufdrückt, so laufen wir auf diesem Wege Gefahr, ähnlich angepaßte Gattungen und Arten als Verwandte anzusehen, und ich fürchte z. B., daß wir noch heute unter den Scheibenformen manche Ectocarpeen vereinigen, die phylogenetisch nicht zusammengehören. Doch das läßt sich vorläufig kaum vermeiden; schon deswegen nicht, weil wir uns gar nicht einig sind, ob die auch hier vielfach zu erwähnenden Krusten usw. rudimentäre oder reduzierte Gebilde im Sinne von SACHS sind. Ich neige mehr der letzteren Ansicht zu, manche andere Botaniker, neuerdings z. B. SVEDELIUS, sind der entgegengesetzten Meinung.

Den Typus der ganzen Familie werden wohl immer die buschig-

verzweigten Ectocarpus-Arten bilden müssen. Sie repräsentieren die Untergruppe der Ectocarpeen, innerhalb welcher freilich schon eine Reduktion zu polster- oder scheibenförmigen Epiphyten wahrgenommen wird. Von diesen Ectocarpeen scheinen mir, was u. a. schon FALKENBERG andeutet, zwei große Reihen auszugehen, welche man vielleicht als Punctario-Scytosiphoneen auf der einen, als Mesogloeo-Chordarieen auf der anderen Seite bezeichnen möchte. Nebenglieder dieser Reihen lassen wir zunächst außer acht.

Die Punctario-Scytosiphoneen leiten sich von Ectocarpus-Fäden ab, indem sie durch mannigfache Zellteilung einen komplizierteren anatomischen Aufbau in ihren äußersten Gliedern erwerben. Im Gegensatz dazu besitzen die Mesogloeo-Chordarieen zwar ebenfalls einen Vegetationskörper, an welchem die Arbeitsteilung der Komponenten sehr deutlich ist, allein dieser Vegetationskörper entsteht nicht durch einfache Teilung, er ist vielmehr durch Verzweigung und charakteristische Verflechtung von Fäden aufgebaut.

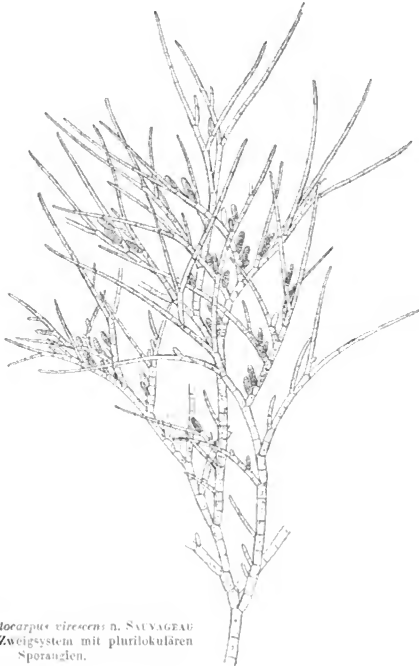


Fig. 212. *Ectocarpus virescens* n. SAUVAGEAU (RIOCREUX). Zweigsystem mit plurilokulären Sporangien.

a. Ectocarpeae.

Hierher rechne ich:

Ectocarpus,	Streblonema,
Ascocyclus,	Phaeotroma,
Petroderma,	Mikrosyphar
Lithoderma,	

Den Typus dieser Gruppe bilden Vertreter der Sekt. Euectocarpus, z. B. Ectocarpus siliculosus, confervoides, criniger, virescens usw. Das sind Arten, welche in der litoralen Region auf Steinen und Holz ebenso wie auf anderen Algen oder Pflanzen flutende Büschel oder dichtwollige braune Überzüge bilden, die an zarte Cladophoren usw. erinnern. (Fig. 212.)

Mit den Chaetophoreen und Coleochaeten haben diese Ectocarpi eine aus verzweigten Kriechfäden gebildete Sohle gemein, welche bald loser, bald fester zusammenschließt. Von ihr erheben sich zahlreiche, monosiphone, bei den erwähnten Spezies reich verzweigte Fäden, welche meistens in eine Spitze oder gar in ein Haar endigen. Die Verzweigung ist eine seitliche, doch kommen durch nachträgliche Verschiebungen Pseudodichotomieen zustande (Fig. 212).

Das Wachstum der Haupt- und Seitensprosse erfolgt nach KUCKUCK bei einzelnen Arten, wie Ect. confervoides, Sandrianus usw., durch Teilungen beliebiger Zellen (Fig. 213, *3*) des Fadenverbandes, weder ein terminaler noch ein interkalarer Vegetationspunkt ist vorhanden. Die Zellen sind bis in die Spitzen der Äste gleichmäßig mit Chromatophoren versehen. Eine zweite Gruppe (Ect. siliculosus u. a.) teilt ihre Fadenzellen ebenso, aber an den Spitzen strecken sich die Zellen erheblich in die Länge. Da hierbei die Chromatophoren nicht vermehrt werden, resultieren fast oder halb farblose Haare (Fig. 213, *4*). Typische Haarbildungen demonstriert sodann u. a. Ect. criniger Kck. Der farbige Teil, welcher sich wie bei Ect. confervoides usw. gleichmäßig verlängert, trägt an seiner Spitze ein oder mehrere farblose Haare, diese ihrerseits aber wachsen ausschließlich an der Basis durch wiederholte Querteilungen (Fig. 213, *1*).

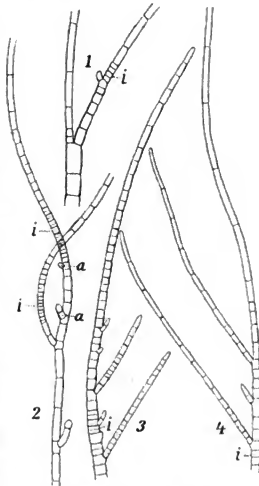


Fig. 213. Zuwachszonen verschiedener *Ectocarpus*-Arten n. KUCKUCK. *1 Ect. criniger*. *2 Ect. irregularis*. *3 Ect. Sandrianus*. *4 Ect. siliculosus*. *i* Interkalare, teilungsfähige Zellen. *a* Äste.

Dies alles repräsentiert noch nicht das für viele Phaeophyceen charakteristische trichothallische Wachstum, wie es JANCZEWSKI zuerst bezeichnete, ein solches wird indes nach KUCKUCK u. a. in typischer Weise bei Ect. irregularis und penicillatus gefunden. Hier liegt (Fig. 213, *2*), in den Fadenverband ein-

geschaltet, eine Zone teilungsfähiger Zellen, von welchen nach oben hin die mehr oder weniger farblosen Haare, nach unten hin alle Fadenzellen abgegeben werden. Im Faden selbst finden hier keine irgend nennenswerten Querteilungen mehr statt, und die Seitenorgane pflegen auch unmittelbar unter dieser interkalaren Zone aus noch relativ jugendlichen Zellen hervorzugehen. Schon danach finden sich bei den Ectocarpus-Arten fast alle Modalitäten des Wachstums und es wird nicht Wunder nehmen, wenn schließlich noch KUCKUCK für seinen Ectocarpus lucifugus neben spärlichen interkalaren Teilungen ein Scheitelwachstum angibt, ähnlich wie bei Cladophoren usw., und wenn andererseits SAUVAGEAU bei Ect. pusillus mehrere interkalare Vegetationspunkte zeichnet.

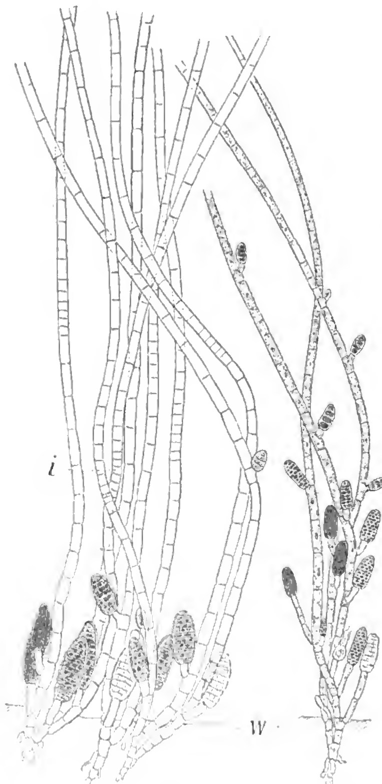


Fig. 214. *Ectocarpus Lebelii* n. SAUVAGEAU. *w* Gewebe der Wirtspflanze. *i* interkalarer Vegetationspunkt.

Alle diese Angaben über das Wachstum der Fäden beziehen sich jedoch nur auf die aufrechten Teile; die Kriechfäden der Sohlen haben ein Spitzenwachstum, und ohne ein solches würde auch kaum eine erfolgreiche Festheftung auf den Substraten möglich sein.

Bei den erwähnten Arten pflegen die uni- wie plurilokulären Sporangien seitlich an Haupt- und Nebenästen aufzutreten (Fig. 212). Sie sind kaum etwas anderes als Umbildungen der letzten Auszweigungen. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, daß auch einmal etwas größere Äste zur Sporangienbildung verwandt werden.

Tatsächlich wird das zur Regel bei Ecto-

carpus litoralis (Pilayella); hier liegen die Zoosporangien und die Gametangien inmitten der „fertilisierten“ Zweige und grenzen beiderseits an sterile Zellen etwa so wie das Fig. 211 für Pogotrichum angibt.

Kann man zweifelhaft sein, ob man die Pilayella wegen ihrer Sporangien von den anderen Ectocarpus-Spezies generisch trennen soll, so wird das, wie mir im Einverständnis mit Batters, im Gegensatz zu Sauvageau scheint, notwendig bei den bislang als Ect. secundus, Padinae, Lebelii usw. bezeichneten Arten. Man sollte sie in die Gattung Giffordia Batters bringen, denn sie besitzen verschiedene plurilokuläre Sporangien: solche mit großen und andere mit kleinen Fächern (Fig. 214), und wir werden später zu zeigen haben, daß es sich hierbei um eine sexuelle Differenzierung handelt. Die Sache erinnert an Aphanochaete unter den Chaetophoraceen.

Kehren wir zu den vegetativen Teilen zurück, so ist zu bemerken, daß manche Giffordien und auch viele „echte“ Ectocarpus-Arten zum Teil im Gewebe fremder Algen leben. Dann wird meistens die Sohle in Einzelfäden aufgelöst (vgl. Kapitel Endophyten) und in Zusammenhang damit wird auch die Wachstumsweise der frei über den Wirt vorragenden Teile verändert. Noch relativ gering ist die Abweichung bei den eben erwähnten Giffordien, sowie bei Ect. simplex, globifer, paradoxus Bornet u. a. Immerhin erscheinen die freien Fäden kürzer, ein interkalarer Vegetationspunkt ist deutlich (Fig. 214, *i*), und besonders an jungen Pflanzen ist die Neigung vielfach unverkennbar, die Sporangienbildung auf die Regionen zu beschränken, welche der Wirtspflanze nahe stehen resp. welche unter der interkalaren Wachstumszone liegen (Fig. 214).

In einer etwas anderen Richtung haben sich die Ectocarpeen entwickelt, welche Derbès und Solier als Streblonema bezeichneten; manche Autoren ziehen sie vielleicht nicht mit Unrecht zu der Gattung Ectocarpus selber, wie auch die Pleurocladia nach Wille dahin gehört. Die Hauptmasse des Thallus bilden reich verzweigte epi- oder endophytische Kriechfäden; über das Substrat erheben sich nur einige Haare mit interkalarem Vegetationspunkt und außerdem die nicht oder kaum verzweigten Äste mit den Sporangien (Fig. 215).

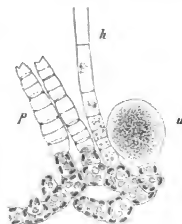


Fig. 215. *Streblonema sphaericum* Derb. u. Sol. n. Kuckuck. Kriechender Faden mit aufrechten uni- (*u*) und pluri- (*p*) lokulären Sporangien. *h* Haare.

Solche Formen führen dann hinüber zu Kuckuck's Phaeostroma, einer zierlichen Gattung, deren Fäden auf Zosteren, Algen usw. kriechen (Fig. 216). In der Regel erheben sich nur einige Haare über das Substrat; auch die Sporangien sitzen diesem direkt auf und ragen nur als Buckel über dasselbe hervor. Bei Phaeostroma Bertholdi Kck. kriechen die Fäden getrennt umher, bei Ph. pustulosum vereinigen sie sich häufig zu einer Scheibe, welche indes ihren pseudoparenchymatischen Charakter ständig wahrt.

Phaeostroma Bertholdi leitet dann leicht auf Mikrosyphar Kuck. hin, welche fast genau so lebt wie Entocladia unter den Chaetophoreen. Speziell die membranbewohnende Mikrosyphar Polysiphoniae gleicht der Entocladia viridis derart, daß ungefärbte Abbildungen beider kaum zu unterscheiden sind. Wie bei Entocladia fehlen auch hier die Haare völlig oder fast völlig,

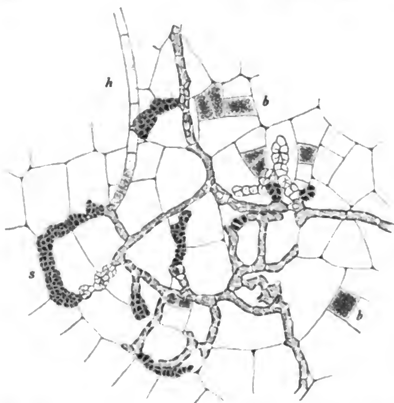


Fig. 216. *Phaeostroma Bertholdi* Kuck. auf *Scytosiphon*. *h* Haare. *s* Gametangien. *b* Sporangien der Wirtspflanze.

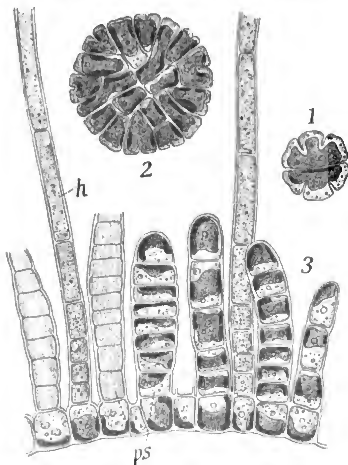


Fig. 217. *Ascocyclus secundus* Strömf. n. REINKE's Atlas. *1*—*3* Scheiben verschiedenen Alters. *h* Haare. *ps* plurilokuläre Sporangien.

und die Sporangien einiger Mikrosyphar-Arten sind so reduziert, daß oft aus jeder Fadenzelle nur eine Zoospore hervorgeht (Abbildung in Kap. Endophyten).

Auf einige andere Gattungen, wie Streblonemopsis u. a., die sich zwanglos hier einfügen, mag nur hingedeutet sein.

Die Parallele mit den Chaetophoreen und Verwandten wäre aber unvollständig, wenn wir nicht noch einige Gattungen zu erwähnen hätten, welche eine Phycopeltis oder Coleochaete scutata fast genau repetieren. Dahin gehört Ascocyclus (inkl. Phycocelis) (Fig. 217). Die Keime des Ascocyclus flachen sich sofort nach dem Festsetzen scheibenförmig ab, teilen sich zunächst durch eine Querwand (Fig. 217, *1*) und beginnen dann nach oben genanntem Muster ein oft sehr gleichmäßiges Randwachstum, das wohl ohne Kommentar aus Fig. 217, *2* ersichtlich ist. Später erheben sich aus der Scheibe, von der Mitte beginnend, Sporangien und Haare (Fig. 217, *3*), außerdem farblose Schlauchzellen, die das Charakteristikum der Gattung darstellen.

SAUVAGEAU's Chilionema und Hecatonema reihen sich hier wohl an.

Vielleicht kann man auch Petroderma Kuckuck anschließen, eine Gattung, bei welcher die Sporangien so dicht aneinander rücken,

daß für Haarbildungen kein Platz bleibt. Uni- wie plurilokuläre Sporangien stehen endständig auf kurzen vertikalen Zellreihen.

Ob endlich Lithoderma ebenfalls hierher gehört, wage ich nicht ganz zu entscheiden, immerhin mag es an dieser Stelle erwähnt sein. Die Gattung bildet dunkel- bis schwarzbraune Krusten, zuweilen von Handgröße. Aus einer einschichtigen, zusammenhängenden Sohle erheben sich vertikale, miteinander verwachsene Zellfäden. Diese tragen bei dem von KUCKUCK reformierten Lith. fatiscens die uni- wie plurilokulären Sporangien auf dem Scheitel (Fig. 218). Bei dem alten Lithoderma fatiscens ARESCHOUG's, das vielleicht in eine andere Gattung gehört, sind dagegen die plurilokulären Sporangien den vertikalen assimilierenden Fäden seitlich angeheftet (Fig. 218a *3*). Diese letzterwähnten Formen mit den ersteren als verwandt zu betrachten wird man auch deswegen geneigt sein, weil sie, abweichend von den übrigen Krusten- und Polsterformen, in ihren Einzelzellen ziemlich zahlreiche Chromatophoren besitzen.

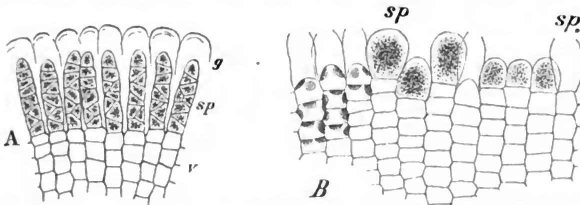


Fig. 218. *Lithoderma fatiscens* Kuck. Längsschnitte n. KUCKUCK. *A* mit plurilokulären, *B* mit unilokulären Sporangien (*sp*). *g* Gallertkappen. *v* vegetative Zellen.

Das alles erwähne ich hier hauptsächlich, weil mir die Möglichkeit geboten scheint, auch für Nemoderma tingitana hier ein Plätzchen zu finden. Sie ist von BORNET und besonders eingehend von KUCKUCK studiert worden.

Von der Sohle erheben sich ziemlich lange, aufrechte Fäden (Fig. 218a), welche schwach verzweigt teils in Haare, teils in kopfig angeschwollene Assimilationsfäden auslaufen. In den Fäden sitzen interkalar (Fig. 218a, *2*) die unilokulären Sporangien, die plurilokulären dagegen stehen terminal auf kurzen Seitenästen.

Ob auch die krustenförmigen Gattungen Symphyocarpus, Sorapion u. a., welche ROSENVINGE und KUCKUCK beschreiben, sich an Lithoderma anschließen, lasse ich unter Hinweis auf die Originalarbeiten unentschieden.

b. Desmarestieae.

In den Hauptreihen schwierig unterzubringen sind für mich die Desmarestieen. Man wird dieselben als einen von den Ectocarpeen direkt abzuleitenden kurzen Seitenast betrachten dürfen.

Desmarestia und Arthrocladia, die einzigen Gattungen der Gruppe, bilden bisweilen 1—2 m lange, reich verzweigte Sproßsysteme (Fig. 219). An den relativen Hauptästen sind die langen Seitenzweige (Langtriebe) ursprünglich zweizeilig gestellt, doch kommen häufig nachträgliche Verschiebungen vor. An den Langtrieben entwickeln sich zahlreiche Kurztriebe, diese sind bei Desmarestia

stets zweizeilig, bei Arthrocladia dagegen wirtelig angeordnet. Vielen Botanikern werden diese Kurztriebe nur in Gestalt der knorpeligen „Dornen“ bekannt sein, welche der Desmarestia aculeata (Fig. 219, *2*) den Namen gegeben haben. In diesem Entwickelungsstadium findet man sie auch im Hochsommer und Herbst, vom Januar dagegen bis in den Sommer steht an Stelle der Dornen und außer-

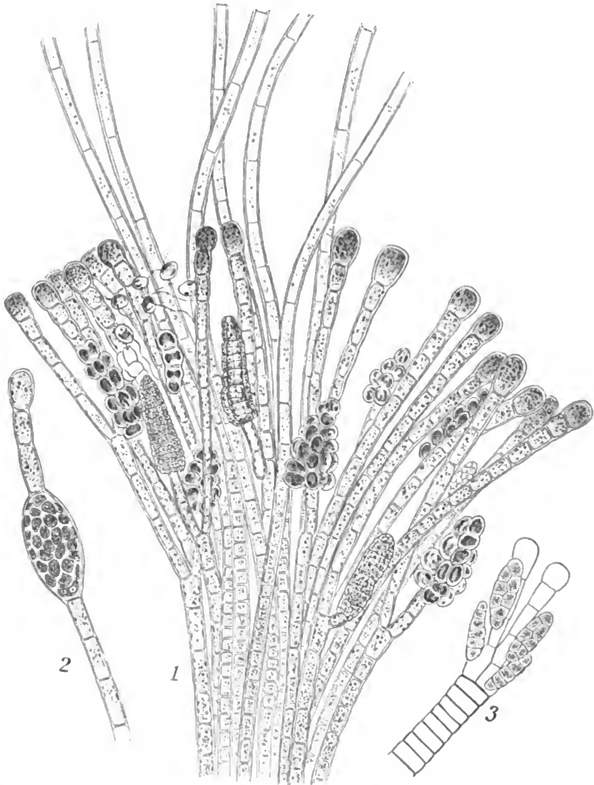


Fig. 218a n. Kuckuck. *1 Nemoderma tingitana*; aufrechte Fäden mit plurilokulären Sporangien. 2 dass. mit interkalarem unilokul. Sporangium. *3* „*Lithoderma fatiscens*“ Aresch.; Fäden mit plurilokulären Sporangien.

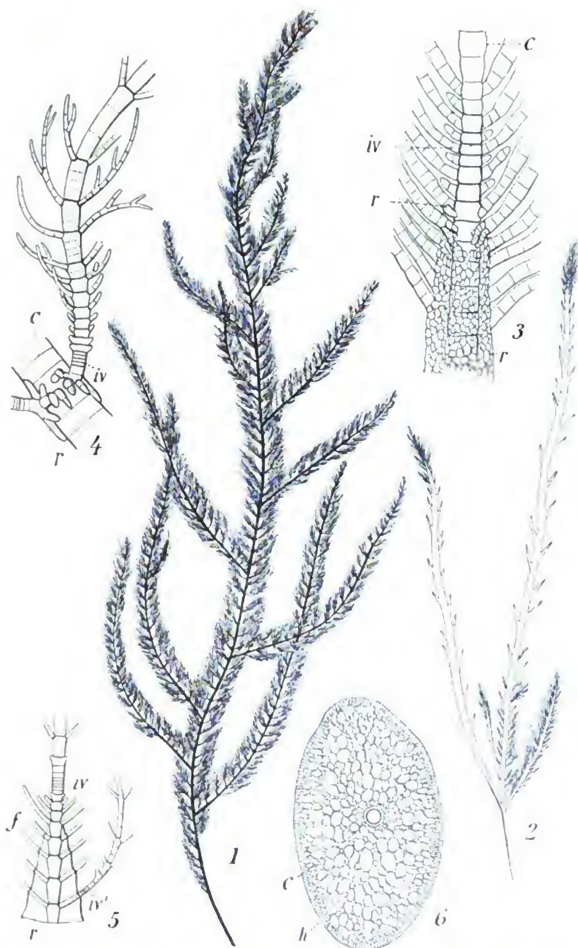


Fig. 219. *1 Desmarestia aculeata* im Frühjahr. Orig. 2 dieselbe im Herbst. Orig. 3 dies.; wachsende Region n. REINKE. *4 Arthrocladia villosa;* Stück des Zentralfadens (*c*) mit Seitensprossen und Berindungsfäden (*r*) n. FALKENBERG. *5 Desmarestia ligulata;* wachsende Region n. dems. *6 Desmarestia aculeata*; Querschnitt. *iv* interkalarer Vegetationspunkt. *r* Rinde und Rindenfäden. *c* Zentralfaden. *h* Hyphen. *f* hinfällige Seitenglieder.

dem an alten Langtriebspitzen ein dichtes Büschel langer, farbiger Fäden (Fig. 219, *1*). Um diese Zeit findet auch, wie besonders Söderström und Jönsson betont haben, das Wachstum statt. Über dieses gab zuerst Janczewski klare Auskunft, seine Angaben wurden ergänzt durch Falkenberg, Reinke und die beiden eben genannten Autoren.

Unter dem Mikroskop lösen sich die Fadenbüschel auf in ein System monosiphoner Fiederäste (Fig. 219, *3*, *4*, *5*); man erkennt einen Zentralfaden (*c*), welcher zahlreiche Seitenäste in zweizeilig opponierter Stellung trägt: jede Gliederzelle liefert deren zwei. In der Nähe der Büschelbasis (bei *iv*, Fig. 219, *3*, *5*) erkennt man eine interkalare Teilungszone, diese liefert nach oben wie nach unten neue Gliederzellen, aus welchen dann natürlich auch Seitensprosse hervorgehen (Fig. 219, *5*). Da die jungen Gliederzellen noch eine Zeitlang teilungsfähig sind, können jüngere Seitenzweige zwischen etwas ältere eingeschoben werden (Fig. 219, *3*).

Die Fiederzweige besitzen auch ihrerseits an ihrer Basis einen interkalaren Vegetationspunkt (Fig. 219, *4*), welcher wieder Fiedern höherer Ordnung liefern kann. Aus Fig. 219, *3* u. *4* ist aber weiterhin leicht ersichtlich, daß aus den der Hauptachse angrenzenden Zellen Zweiglein hervorbrechen, welche sich bald als Berindungsfäden zu erkennen geben. Diese, anfangs getrennt, schließen zu einer einschichtigen Reihe zusammen, und solche wächst nun, oft rapide, zu vielzelligen Lagen heran, welche die Zentralachse dicht einhüllen (Fig. 219, *3*, *5*, *6*). Die Außenschichten dieser Rinde sind farbig und wirken demgemäß, die inneren sind fast ohne Chromatophoren.

Von den primären Seitenachsen gehen manche (Fig. 219, *5 f*) sehr rasch zugrunde, ihre Stümpfe werden von der Rinde überwallt, andere sind wachstumsfähiger, ihr basaler, interkalarer Vegetationspunkt schiebt sich in dem Maße hinaus als die Rinde dicker wird (Fig. 219, *4*, *5*); er bleibt auch weiterhin tätig und liefert entweder die dornigen Kurztriebe oder bei andauernder Aktion die Langtriebe.

Die Pflanzen sind gewöhnlich mehrjährig. Mit Beginn einer neuen Jahresperiode wachsen nicht bloß die normalen Langtriebe weiter, sondern es können auch aus deren Achseln Sprosse hervorbrechen. Das geschieht mit Vorliebe nach Verletzungen der assimilierenden Teile. Die ersten Anlagen der Achselsprosse sind nicht genügend bekannt. Man weiß aber, daß dieselben sehr zeitig entstehen, und daß sie auf einem gewissen Stadium ihr Wachstum sistieren können, um, den ruhenden Augen höherer Pflanzen gleich, erst nach mehrjähriger Pause hervorzubrechen.

Bezüglich der Gewebebildung in den Langtrieben ist noch einiges hinzuzufügen:

1. Die Rindenzellen bilden durch seitliches Auswachsen ziemlich dünne Hyphen, welche sich abwärts durch das übrige Gewebe hindurchzwängen und, in den untersten Regionen wenigstens, nach außen hervortreten, um an der Bildung der Haftscheibe teilzunehmen. Die Hyphen besitzen eine mäßige Zahl von Chromatophoren und stechen durch diese, wie durch ihren geringeren Umfang vom umgebenden Gewebe ab.

2. Die Rindenzellen, welche dem Zentralfaden anliegen, bilden nachträglich reich verzweigte, intensiv durch Chromatophoren gefärbte Auswüchse. Diese umwuchern die axilen Zellen und stellen so einen farbigen, wohl assimilierenden Mantel um dieselben her, ja sie dringen nach Jönsson in die dicke Wand der fraglichen Zellen ein.

3. Die Achsenfäden produzieren ziemlich dicke monosiphone Seitenorgane, welche (nach Jönsson) wie Hyphen schräg abwärts wachsend die Rinde durchsetzen. Sie haben, wie kaum anders denkbar, Spitzenwachstum, unterscheiden

sich aber von den gewöhnlichen Hyphen dadurch, daß sie von einem assimilierenden Zellmantel umgeben werden wie die Hauptachsen.

Unser Bericht bezieht sich in erster Linie auf Desmarestia aculeata, die fast stets für die Untersuchungen verwandt wurde; doch kann hinzugefügt werden, daß alle anderen Formen im wesentlichen dasselbe Verhalten zeigen.

Als Fortpflanzungsorgane sind bei beiden Gattungen unilokuläre Sporangien bekannt; solche liegen nach JOHNSON auch dort vor, wo ältere Autoren von plurilokulären Sporangien redeten.

Bei Arthrocladia wandeln die letzten Auszweigungen der Fadenbüschel einige oder alle Zellen zu Sporangien um, wie das schon von FALKENBERG u. a. betont ist. Ein einzelnes sporangientragendes Zweiglein sieht kaum anders aus als ein beliebiger Ectocarpus oder eine Pilayella.

Auch bei Desmarestia können nach JOHNSON die über den interkalaren Vegetationspunkten gelegenen Gliederzellen der primären und sekundären Achsenfäden zu Sporangien werden, häufiger werden die peripheren Zellen der Rinde (nachdem sie noch eine Teilung erfuhren) in solche umgewandelt; so sah es THURET, KUCKUCK, ROSENVINGE, JOHNSON.

Die Schwärmerbildung ist bislang ziemlich selten beobachtet, deshalb mag betont sein, daß auch eine Vermehrung durch Zerbrechen der Sprosse und nachträgliches Auswachsen der Teilstücke möglich ist. Verschiedene Autoren weisen darauf hin.

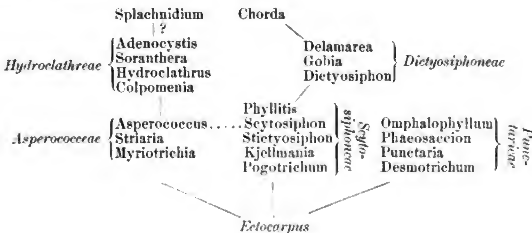
Nach unserem Bericht über den Aufbau der Desmarestieen kann man diese wohl am besten auffassen als einen Riesen-Ectocarpus mit Rindenbildung, der unter den berindeten Callithamnieen sein Seitenstück findet.

Punctario-Scytosiphoneen-Reihe.

Schon oben wiesen wir darauf hin, daß diese ganze Gruppe kompakte Gewebe bildet, welche durch Teilung aus relativ einfachen Fäden hervorgehen. Die Differenzierung der Elemente ist natürlich verschieden weit vorgeschritten, wie noch gezeigt werden soll.

In seiner äußeren Gestaltung bildet ein großer Teil unserer Reihe eine auffallende Parallele zu den Ulvaceen; fast alle Formen, die wir dort beschrieben, kehren hier in braun wieder.

Die hypothetischen Zusammenhänge der einzelnen Gruppen mag das folgende Schema geben:



c. Punctarieae.

Den untersten Platz unter den Punctarieen nehmen zweifellos die Desmotrichum-Arten ein. Mit REINKE wählen wir Desmotrichum undulatum als Beispiel.

Die Pflanze bildet Rasen, welche im günstigsten Fall aus unverzweigten schmalen Bändern von 10—20 cm Länge und 2—5 mm Breite bestehen, meistens aber (Fig. 220) etwas kleiner sind.

Junge Pflanzen besitzen Kriechfäden, aus welchen sich ein unverzweigter, monosiphoner Faden erhebt; ein farbloses Haar krönt denselben. Alle Gliederzellen dieses Fadens sind teilungsfähig, sie vermehren sich durch Querteilung, bald aber treten Längsteilungen überall auf und es entsteht eine schmale, zunächst einschichtige Zellfläche, welche indes sehr bald zwei- bis vierschichtig wird (Fig. 220, *3*).

Die inneren Zellen des Thallus unterscheiden sich von den oberflächlichen kaum (Fig. 220, *3*); eine Gewebedifferenzierung ist also noch nicht gegeben. Aus den Oberflächenzellen, besonders am Rande des Thallus, gehen Haare hervor, und an der Basis werden Rhizoiden für die Verankerung gebildet. Unilokuläre Sporangien (*u*) erscheinen etwas in die Fläche eingesenkt, die plurilokulären (*p*) dagegen ragen als kegelförmige Körper über dieselbe vor (Fig. 220, *3*).

Daß dies Desmotrichum von einfachen Ectocarpus-Arten abgeleitet werden müsse, unterliegt nach dem eben gesagten wohl kaum einem Zweifel und alle Autoren (REINKE, KJELLMAN u. a.) sind darüber einig. Zum Überfluß wird die Sache noch illustriert durch Desmotrichum balticum u. a. Hier besteht die ganze Pflanze aus einem unverzweigten monosiphonen Faden, der nur eine Anzahl von Gliederzellen der Länge nach geteilt hat. Die plurilokulären Sporangien sind einfach umgewandelte Fadenzellen, oder aber sie treten seitlich über denselben heraus. Daneben kommen noch mancherlei nicht zu besprechende Varianten zum Vorschein.

Man würde vielleicht diese letztere Form an den Anfang der ganzen Reihe gestellt haben, wenn nicht REINKE plausible Gründe dafür angeführt hätte, daß das Desmotrichum balticum von D. undulatum herzuleiten sei. Aber auch als reduzierte Form vermag sie immer noch eine Vorstellung über die Entstehung unserer Gruppe zu gewähren.

An Desmotrichum schließen wir die völlig ulvoide Punctaria selber. Eines Habitusbildes bedarf es nicht, ohne Farben käme keine große Differenz gegen die auf S. 205, Fig. 131 wiedergegebene Ulva heraus. Der Querschnitt der Punctaria allerdings ist nicht zwei-, sondern vierschichtig (Fig. 220, *4*).

Die unilokulären Sporangien entstehen, soweit ich sehe, schon zu einer Zeit, wo der Thallus noch zweischichtig ist; da nicht sie selber, wohl aber ihre Nachbarzellen durch Wände parallel zur Fläche geteilt werden, erscheinen die Sporangien später in das Laub eingesenkt (Fig. 220, *4*). Dasselbe gilt für Desmotrichum.

Die plurilokulären Sporangien dagegen werden erst gebildet, wenn die skizzierte Teilung vollzogen ist (Fig. 220, *4*). Haare entwickeln sich in Gruppen (Fig. 220 *h*) über die ganze Thallusfläche zerstreut. Rhizoiden endlich heften die verschmälerte Basis ans Substrat fest. FARLOW's Phaeosaccion ist eine braune Enteromorpha (man vergleiche nur die Photographie bei K. ROSENVINGE), und das Omphalophyllum dieses Autors gleicht einer Monostroma, deren sackartiger Thallus ziemlich spät einseitig aufgeschlitzt wurde. Speziell bei Phaeosaccion ist die Entstehung aus einem

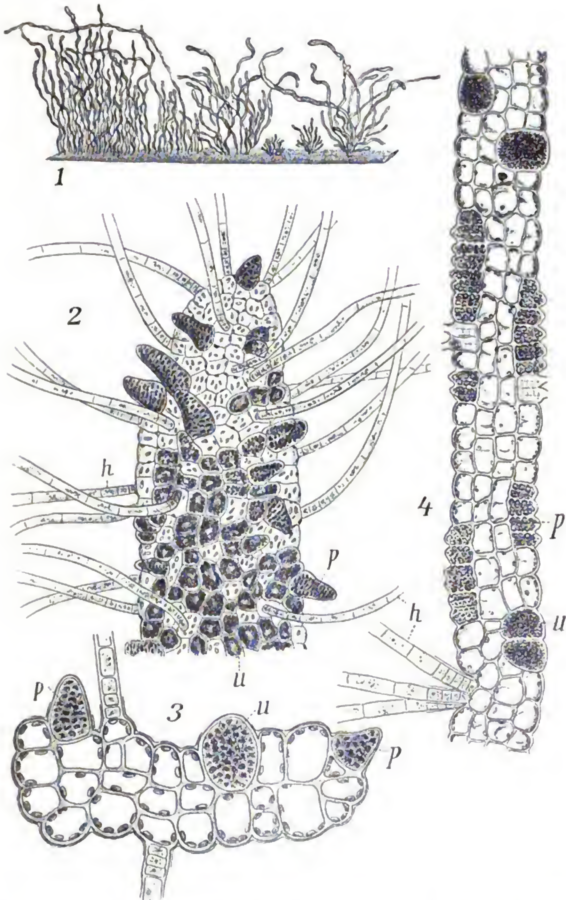


Fig. 220 n. REINKE's Atlas u. THURET. *1 Desmotrichum undulatum.* Habitusbild. *2* dass. von der Fläche (Sproßspitze). *3* dass. im Querschnitt. *4 Punctaria;* „Laub" im Querschnitt. *h* Haare. *u* uni-, *p* plurilokuläre Sporangien.

Zellfaden ganz evident, bleiben doch Basis und Spitze noch lange einreihige Gebilde, und auch bei Omphalophyllum läßt sich die Röhrenform an Basis und Spitze sehr lange, wenn nicht dauernd erkennen.

Obwohl es kaum zweifelhaft ist, daß diese Gattungen von haarigen Formen abstammen, weist doch ROSENVINGE ausdrücklich darauf hin, daß ihnen die üblichen Phaeophyceenhaare abgehen. Die Sporangien liegen ähnlich wie bei Punctaria in der Thallusfläche, treten kaum über dieselbe hervor.

d. Scytosiphoneae.

Ein Seitenstück zu Desmotrichum stellt dann REINKE's Pogotrichum dar, das wegen seiner Vielgestaltigkeit noch später behandelt werden soll. Aus einer Sohle, die sehr veränderlich ist, erheben sich nach mancherlei Zwischenformen unverzweigte bis 5 cm lange Sprosse. Diese entstehen wie üblich durch Teilung eines monosiphonen Fadens; der Unterschied besteht nur darin, daß hier der Sproß völlig gerundet ist und (Fig. 221) im Zentrum größere, fast farblose Zellen besitzt, welche von einer kleinzelligen Assimilationsschicht bedeckt werden. Die Sporangien entstehen einfach durch Umwandlung von Rindenzellen, welche regellos über den ganzen Zylinder verteilt sind. Es kann aber auch die ganze Assimilationsschicht für die Sporangienbildung aufgebraucht werden.

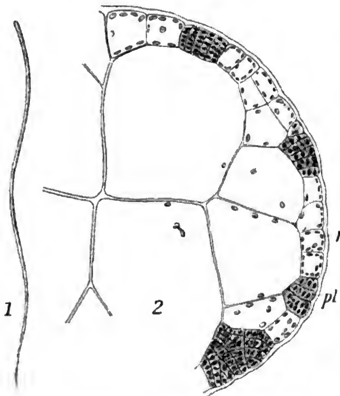


Fig. 221. *Pogotrichum filiforme* Rke. n. ROSENVINGE. *1* Habitus. *2* Querschnitt. *pl* plurilok. Sporangien. *r* farbige Rinde.

Unter Übergehung von Lithosiphon und ähnlichen Formen, denen sich auch vielleicht Isthmoplea anreiht, wenden wir uns mit REINKE zu Stictyosiphon, einer meist fadenförmigen, mäßig stark verzweigten Alge. Längs- und Querschnitte durch einen noch sterilen Sproß lassen im Zentrum meistens vier fast farblose, ziemlich langgestreckte Zellen erkennen. Dieser Zentralkörper (*c* Fig. 222, *2*, *3*) wird von einer wenig gefärbten Schicht umgeben, deren Zellen bereits viel kürzer sind, und endlich folgt nach außen eine vielfach fast isodiametrische Lage von stark gefärbten assimilierenden Zellen (*r*). Aus diesen letzteren gehen dann die plurilokulären Sporangien hervor, die hier allein bekannt sind. Ihre Anordnung ist regellos (Fig. 222, *4*), und namentlich an größeren Ästen können sie fast die ganze Oberfläche bedecken.

Der eben geschilderte Aufbau entwickelt sich aus einreihigen Keimpflanzen oder Ästen (Fig. 222, *1*). Diese zunächst monosiphonen Organe

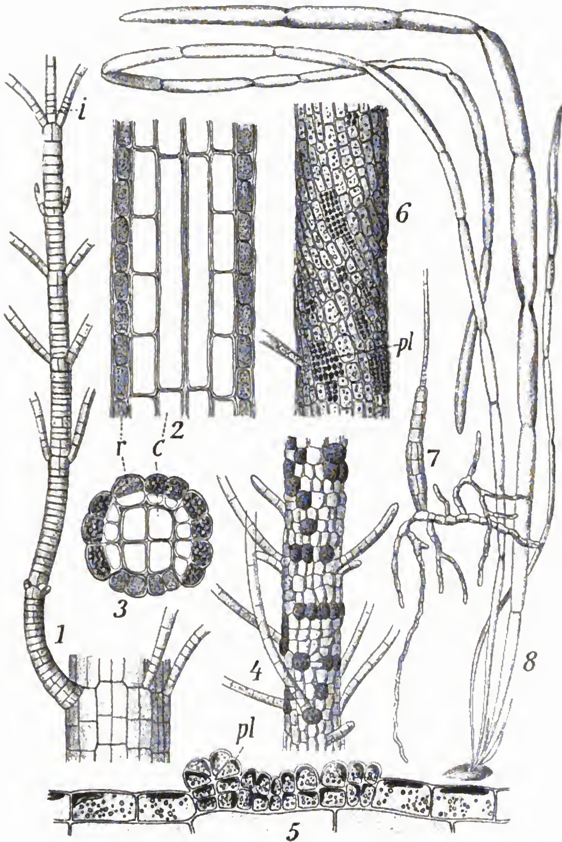


Fig. 222 n. Reinke's Atlas. *1—4 Stictyosiphon tortilis.* *1* junger Zweig. *2* Längsschnitt. *3* Querschnitt eines Sprosses. *4* von außen gesehen. *5—7 Scytosiphon pygmaeus.* *5* Stück der Wand mit plurilokul. Sporangien. *6* Sproßstück. *7* Keimpflanze. *8 Scytosiphon lomentarius*; ganze Pfl. Orig. *i* interkal. Vegetationspunkt des Haares. *c* Zentralkörper. *r* Rinde. *pl* plurilokuläre Sporangien.

tragen auf der Spitze ein Haar, das mit Hilfe eines interkalaren Vegetationspunktes selbständig wächst (*i* Fig. 222, *1*). Der junge Sproß selber ist aber unabhängig davon überall teilungsfähig; keine Region wird bevorzugt, höchstens dauert an den Spitzenregionen das Wachstum etwas länger an, als in den unteren Zonen. Nach mehrfachen Querteilungen treten in den Gliederzellen zwei zu einander senkrechte Wände auf, welche das zylindrische Organ in Quadranten zerlegen. Nun folgt in jedem derselben eine perikline Wand. Die so gebildeten vier Mittelzellen bleiben fernerhin ungeteilt, die peripheren aber liefern durch weitere Radial- und Tangentialteilungen die äußeren Zelllagen, welche wir schilderten.

Haare sowohl wie Seitenzweige entstehen (Fig. 222, *1*) nach Reinke an jungen Organen recht regelmäßig, können aber späterhin überall aus beliebigen Zellen der Assimilationsschicht hervorgehen (Fig. 222, *4*).

Im Prinzip den gleichen Aufbau wie Stictyosiphon, an das sich auch Murray's Cladothele anreiht, zeigt der meist unverzweigte Scytosiphon (Fig. 222, *8*). Die Keimlinge von Scytosiphon pygmaeus (Fig. 222, *7*) entwickeln zunächst einige Kriechfäden und lassen aus deren Zentrum eine monosiphone aufrechte Achse hervorgehen. In dieser setzen Längs- und Querteilungen ein, und es resultiert ein anatomischer Aufbau, der ungefähr der Fig. 222, *2* u. *3* von Stictyosiphon entsprechen mag. Später freilich wird die Sache etwas anders, weil die zentralen Zellen sich voneinander lösen und dadurch einen Hohlraum schaffen, der meistens Luft führt. Die Sprosse von Scytosiphon lomentarius erreichen den Durchmesser eines mäßigen Federkieles (Fig. 222, *8*); daraus ergibt sich, daß die Rindenzellen und die ihnen nach innen ansitzenden Elemente ein erhebliches Wachstum in tangentialer Richtung erleiden müssen. Letzteres ist nicht überall genau gleich und so resultieren die schwachen Einschnürungen, welche in Fig. 222, *8* wiedergegeben sind.

Die plurilokulären Sporangien gehen, wie bei Stictyosiphon, aus der peripheren, anfangs assimilierenden Zellschicht des Sprosses hervor (Fig. 222, *6*), doch erfolgt hier nicht bloß eine Teilung der Zellen, sondern die Sporangien strecken sich (Fig. 222, *5*) über die Oberfläche hervor, wobei häufig die äußerste Schicht der Mutterzellmembranen (nach dem Beispiel der später zu erwähnenden Ralfsia) zusammenhängend abgehoben wird.

Die Sporangien bei Scytosiphon stehen zunächst in kleinen Sori (Fig. 222, *6*) beisammen. Diese aber können zusammenfließen, weil sich immer mehr Oberflächenzellen an der Sporangienbildung beteiligen. Wie das Thuret abbildet, stehen dann die Sporangien dicht palissadenähnlich beisammen. Bei Sc. lomentarius sind mäßig zahlreiche keulenförmige, sterile, aber farbige Zellen (Assimilatoren) zwischen die Sporangien eingestreut.

Mit Scytosiphon nahe verwandt dürfte auch Reinke's Kjellmania sein; sie stellt eine relativ einfache Form dar, die vielleicht als Bindeglied zwischen niederen Ectocarpeen und den hier behandelten kann aufgefaßt werden.

Als ein abgeflachter und stark verbreiterter Scytosiphon kann wohl die bekannte Phyllitis angesehen werden, die durch ihren großen (bis 20 cm hohen) blattartigen Thallus auffällt. Derselbe ist nicht selten hohl, und dann kommen keulig-abgeflachte Formen zum Vorschein. Die plurilokulären Sporangien bilden bald einzelne Flecke, bald eine fast zusammenhängende Schicht über einen großen Teil des Thallus.

Zu unserer Gruppe muß man auch wohl noch Rosenvinge's Coelocladia rechnen. In Bau und Sporangienbildung erinnert sie an Scytosiphon, in

der Verzweigung an Stictyosiphon; sie unterscheidet sich aber von beiden durch einen ausgeprägten interkalaren Vegetationspunkt von trichothallischem Typus.

e. Dictyosiphoneae.

Dictyosiphon, Gobia und Delamarea, die im Habitus (Fig. 224) und Bau viele Ähnlichkeiten mit der vorigen Gruppe haben, an letztere anzuschließen, hat gewisse Bedenken, weil bei ihnen an den Sproßenden eine Scheitelzelle vorhanden ist, allein wir werden noch an einer anderen Stelle (Chordarieen) sehen, daß doch wohl Übergänge vom trichothallischen Wachstum zu einem solchen mit Scheitelzelle angenommen werden müssen. Ist das der Fall, dann vermittelt vielleicht die vorerwähnte Coelocladia den Übergang.

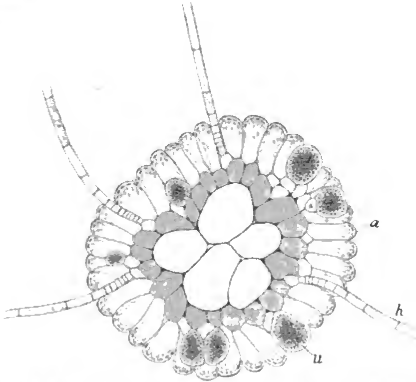


Fig. 223. *Delamarea attenuata* n. KUCKUCK. Querschnitt des Sprosses. *u* unilokuläre Sporangien. *a* Assimilatoren. *h* Haare.

Ein Querschnitt durch die besonders von GOBI, REINKE und MURBECK untersuchten jüngeren Sprosse eines Dictyosiphon, einer Gobia oder der auch hierher zu zählenden Delamarea zeigt kein wesentlich anderes Bild als das in Fig. 222, 2 für Stictyosiphon wiedergegebene. Fig. 223 bestätigt das ohne weiteres. Solche Struktur geht aus der kuppenförmigen Scheitelzelle hervor und zwar in der Weise, daß zunächst Querwände Segmente abgliedern. Die resultierenden Scheiben zerfallen dann durch gekreuzte Längswände in vier Zellen, und diese werden weiterhin durch perikline, wie durch quere Wände zerlegt. Ist eine gewisse Differenzierung im ganzen Sproß erreicht, dann stellt die Scheitelzelle ihre Tätigkeit ein, trotzdem erfolgt weiteres Wachstum durch interkalare Teilungen an beliebiger Stelle.

Damit dürfte bei Delamarea die Gewebeausbildung im wesentlichen erledigt sein, bei den anderen Gattungen aber wird ein Mittelhohlraum gebildet, indem die zentralen Zellen, wie üblich, auseinander weichen.

Das ist nichts besonderes, bei allen drei Gattungen aber vollziehen sich interessante Veränderungen in der äußersten farbigen Rindenschicht. Aus dieser werden unilokuläre Sporangien und auch Haare (Fig. 223 u. 224) durch Auswachsen in der Richtung des Radius gebildet, diese Organe aber werden an ihrer Basis gleichsam eingebettet. Das geschieht am einfachsten wohl bei Delamarea (Fig. 223); hier schwellen die sterilen Zellen der Rinde einfach schlauchig auf und verlängern sich derart, daß die Sporangien kaum noch hervorschauen. Bei Dictyosiphon aber und bei Gobia (Fig. 224, *2–4*) erfahren die nicht an der Haar- resp. Sporangienbildung beteiligten Rindenzellen perikline Teilung und dann Streckung; es resultieren radiäre, kurze Zellreihen. Solche bleiben bei Dictyosiphon fest vereinigt (Fig. 224, *2*), bei Gobia aber lösen sie sich schon sehr zeitig seitwärts aus dem Verbande (Fig. 224, *3*, *4*), und so erhalten wir wenigzellige Fädchen, welche die ganzen Sprosse wie mit einer Palissadenschicht überziehen. Sie mit Reinke Assimilatoren zu nennen, steht nichts im Wege. „Paraphysen“ würde älteren Gewohnheiten entsprechen.

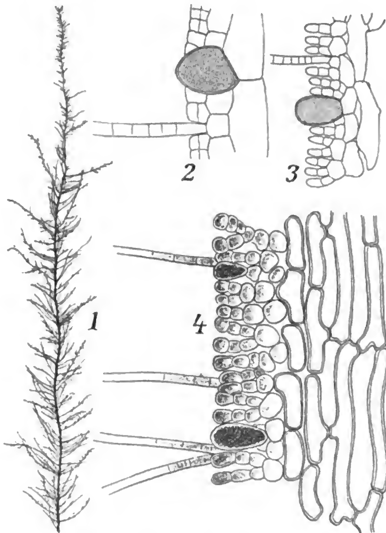


Fig. 224. *1 Dictyosiphon.* Habitusbild. Orig. *2* ders.; Längsschnitt durch die Sproßwandung n. Reinke. *3 Gobia;* dass., jung n. dems. *4 Gobia;* dass. älter n. Gobi.

Mit Reinke schließe ich hier auch Coelodesme Strömfelt an, vielleicht kommen noch einige sonstige Formen hinzu, z. B. Kjellman's Myelophycus.

f. Chordeae.

Gibt es eine Möglichkeit, die Chorda-Arten an die Ectocarpeen anzuschließen — und das glaube ich mit Reinke —, so kann das kaum anders als durch Vermittelung der Delamarea geschehen.

Chorda Filum — die Meersaite — erreicht nicht selten 3–4 m Länge bei nur 2—4 mm Durchmesser. Die festen braunen Stränge sind völlig unverzweigt. Nach meinen Erfahrungen bevorzugen sie ruhigeres Wasser

und in solchem steigen sie vom Substrat, auf welchem sie mit einer Haftscheibe festsitzen, vertikal empor, um, wenigstens im seichten Wasser, die oberen Enden peitschenartig auf dem Wasser auszubreiten. Übrigens ist die Pflanze vermöge ihrer Form auch wohl an bewegtes Wasser angepaßt.

Sie ist gemein an allen nordatlantischen und nordischen Küsten und geht gern und leicht in salzarmes Wasser.

Die erwachsene Pflanze bildet ihre Haftscheibe, die übrigens nicht sehr groß ist, aus Hyphen, welche, außen aus der Rinde entspringend, (vielfach in den äußeren verschleimten Membranschichten) abwärts verlaufen und sich fest miteinander verflechten.

Die unteren Regionen der Saite (meist mehrere Dezimeter) fruchten nicht, dagegen bildet die ganze obere Partie derselben neben Assimilationszellen zahlreiche unilokuläre Sporangien — plurilokuläre wurden bislang nicht wahrgenommen.

Auf Längs- und Querschnitten durch den Chordasproß kann man außen ein palissadenartig aufgebautes Rindengewebe (*r* Fig. 225, *4*, *5*) erkennen; ihm folgen nach innen als Angehörige des Zentralkörpers ziemlich lange, weite Zellen, und diese werden weiter einwärts abgelöst durch langgestreckte, sehr dünne Fäden (Längsfasern *lf* Fig. 225, *5*). Die ganzen Gewebemassen umschließen einen mittleren Hohlraum, welcher mit Schleim, häufig auch mit Gasen gefüllt ist. Letztere können so massenhaft auftreten, daß die röhrige Thalluswandung aufgebläht wird.

Betrachten wir jetzt, Reinke folgend, den Gewebebau etwas genauer, so finden wir an den sterilen unteren Teilen des Thallus als Rinde eine einfache Schicht von chromatophorenreichen, nicht sehr großen Zellen. Solche sind auch in den fertilen oberen Regionen gegeben, solange diese noch jung sind; sie vermehren sich zunächst noch durch antikline Teilungen. Das hört indes mit der Zeit auf; nun strecken sie sich in radialer Richtung (Fig. 225, *2* oben) und werden gleichzeitig etwas von einander entfernt, weil der ganze Sproß in die Länge wächst. Bald darauf werden sie durch Tangentialwände in zwei ungleiche Zellen zerlegt, in eine innere, kleinere (Basalzelle, *b* Fig. 225, *2*) und eine größere, äußere. Letztere stellt das dar, was Reinke als Assimilationsschlauch bezeichnet, ein Organ, welches im weiteren Verlauf der Entwickelung zu einem umgekehrt keulenförmigen Körper heranwächst und welches sowohl durch den Chromatophorengehalt als auch durch die derbe Membran an seinem Scheitel ausgezeichnet ist (Fig. 225, *3*). Diese Assimilatoren rücken mit dem weiteren Längenwachstum des ganzen Thallus an ihrer Basis relativ weit auseinander, ihre Basalzelle (*b* Fig. 225, *2*, *3*) entwickelt infolgedessen eine freie Außenfläche, und auf dieser werden seitlich neben den Assimilatoren in Mehrzahl Vorstülpungen sichtbar (Fig. 225, *2 sp*), welche endlich zu unilokulären Sporangien heranwachsen.

Die weiten Zellen des Zentralkörpers führen noch ziemlich reichlich Chromatophoren, sie sind, wie leicht ersichtlich, lang prismatisch, die Querwände sind dünn, die Längswände aber recht stark verdickt (Fig. 225, *4*, *5*), und zwar läßt sich nachweisen, daß die Wandverdickung in den sterilen unteren Teilen der Chorda erheblich stärker ist als in den oberen. Das bedingt natürlich entsprechende Festigung.

Wir nannten die innersten Elemente Längsfäden und nicht mit Reinke Hyphen. Nach Beobachtungen Ed. Gruber's halte ich es nämlich nicht für ausgeschlossen, daß sie primäre, zentrale Zellen darstellen, entsprechend etwa denen, welche bei Delamarea (Fig. 223) und bei Stictyosiphon (Fig. 222, *2*, *3*) die Mitte der jungen Sprosse einnehmen. Diese weichen,

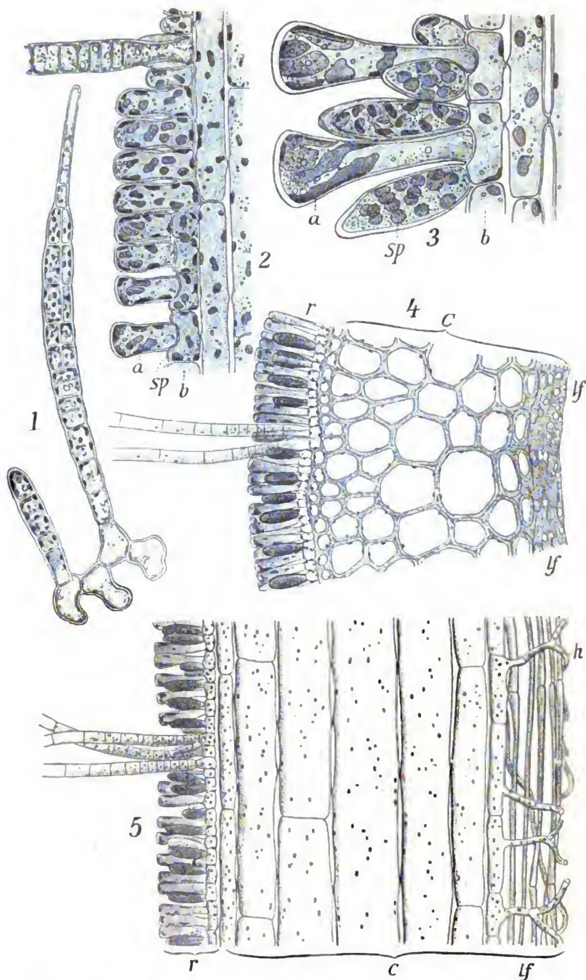


Fig. 225. *Chorda filum* n. REINKE's Atlas. *1* Keimpflanze. *2* Längsschnitt durch die peripheren Teile eines jungen Sprosses. *3* dasselbe von einem älteren Exemplar. *4* Querschnitt durch einen erwachsenen Thallus. *5* Längsschnitt durch denselben. *r* Rinde. *c* Zentralkörper. *lf* Längsfasern. *h* Hyphen. *a* Assimilatoren. *b* Basalzellen. *sp* Sporangien.

so vermute ich, bei Chorda zwecks Bildung des Hohlraumes auseinander und werden durch das Längenwachstum des ganzen Gebildes stark gestreckt resp. drahtartig gespannt. Dabei erfährt dann das Lumen der Längsfäden eine Verengerung; diese bleibt aber natürlich an den Stellen aus, wo sich Querwände finden und so resultieren dann knochen- oder, wenn man will, trompetenförmige Gebilde, wie wir sie später bei den Laminarien noch vielfach finden werden.

Neben den Längsfäden sind aber auch wirkliche Hyphen vorhanden; diese entspringen (Fig. 225, *5*) einer an die Längsfäden grenzenden Schicht des Zentralkörpers und verlaufen unter mehrfacher Verzweigung ungefähr senkrecht zur Längsachse des Thallus, indem sie sich zwischen den Längsfäden hindurchzwängen (Fig. 225, *5*, *h*).

An gewissen Stellen entwickeln sich die Hyphen reichlicher, wachsen in den zentralen Hohlraum hinein und bilden durch innige Verflechtung Gewebeplatten, welche wie Diaphragmen den Innenraum quer durchsetzen. Die Diaphragmen stehen in ziemlich konstanten Abständen.

Bemerkt sei noch, daß die Hyphen dünnwandig sind und reichlich Chromatophoren bilden.

Die Zoosporen bilden bei der Keimung kurze Kriechfäden; aus diesen erheben sich einreihige Achsen, welche (Fig. 225, *1*) ein terminales Haar bilden und sich gleichzeitig durch interkalare Teilungen verlängern.

Bald entstehen auch — zunächst in den oberen Regionen (Fig. 225, *1*) — durch die üblichen gekreuzten Längswände Quadranten, welche weiterhin durch je eine Radialwand zerfallen, sodaß acht keilförmige Zellen resultieren. Späterhin folgen tangentiale Wände, und indem die peripheren Zellen sich rascher nach allen Richtungen teilen als die zentralen, entstehen die oben geschilderten Gewebekomplexe. Kurz nach Beginn der Tangentialteilungen weichen auch die zentralen Zellen auseinander und bilden den Hohlraum. Im allgemeinen schreitet das Wachstum von der Spitze her basipetal vor, doch sind, solange die Pflanze wächst, überall Teilungen zu verzeichnen, sodaß von einem interkalaren Vegetationspunkte nach Reinke keine Rede ist.

Schon an relativ jungen Pflanzen entstehen Wirtel von farblosen Haaren; sie entspringen meistens aus Zellen, welche an früh gebildete Querwände der jungen Pflanze grenzen. Später fallen diese primären Haare ab und werden durch sekundäre ersetzt, welche aus beliebigen Rindenzellen reichlich hervorsprossen.

Chorda tomentosa stimmt in allen Hauptpunkten mit Chorda filum überein, doch ist der Sproß an Stelle der Haare mit zahlreichen, langen, goldgelben Fäden besetzt, welche zweifellos für die Ernährung tätig sind. Die Assimilatoren sind hier nicht keulig, sondern breit eiförmig, blasig und erinnern so etwas an diejenigen der Delamarea. Ob damit ein Übergang von einer Gattung zur anderen sicher erwiesen wird, muß erneute Untersuchung zeigen.

g. Asperococceae.

Als Anfangsglied dieser Gruppe, die freilich in allen ihren Gliedern noch keineswegs genügend untersucht ist, kann wohl Myriotrichia (Fig. 226) gelten, die an Ectocarpus einerseits, an Desmotrichum andererseits anklingt.

Myriotrichia repens Karsakoff produziert aus den kriechenden Basalfäden ziemlich lange, unverzweigte, monosiphone Sprosse (Fig. 226, *1*), deren Wachstum leicht für ein trichothallisches gehalten werden kann. Nach Kuckuck, der

die Dinge genauer studierte, haben wir es jedoch mit interkalaren Teilungen zu tun, welche in auffallender Weise auf das obere Drittel des Fadens beschränkt sind. Dementsprechend erlischt das Wachstum akropetal.

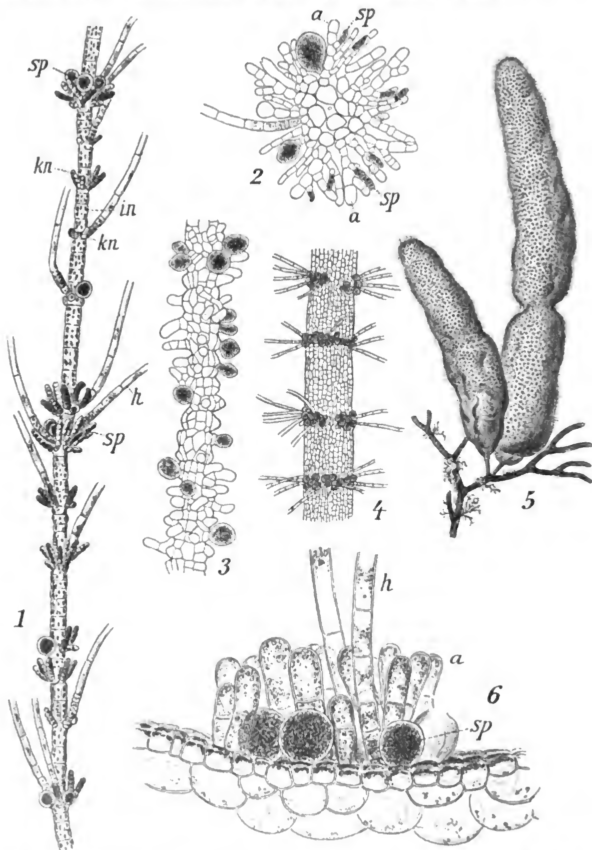


Fig. 226. *1 Myriotrichia repens.* n. Kuckuck. *2* Querschnitt, *3* Seitenansicht der *Myr. densa* n. Kuckuck. *4 Striaria attenuata;* Stück des Sprosses. *5 Asperococcus;* Habitusbild n. Thuret. *6* ders.; Thalluswand (mit „Sorus") im Querschnitt. *h* Haare. *sp* Sporangien. *in* Internodien. *kn* Knoten. *a* Assimilatoren.

Durch die interkalaren Teilungen werden in beiden oberen Dritteln des Fadens schließlich kurze, trommelförmige Glieder (Knoten) erzeugt, welche mit relativ langen Zellen (Internodien) abwechseln. Aus diesen Trommeln entstehen dann neben ziemlich zahlreichen Haaren noch zahlreichere Sporangien (Fig. 226, *1*), wirtelartig angeordnet. Zwischen die „primären Wirtel" können durch weitere interkalare Teilungen Knoten mit Sporangiengruppen eingeschaltet werden. Uni- und plurilokuläre Sporangien erscheinen häufig getrennt, bisweilen beisammen. Die unilokulären Sporangien können übrigens schon auf den basalen Kriechfäden in die Erscheinung treten.

Von Interesse ist nun Myr. Protasperococcus Berthold. Nach Kuckuck wächst der ganze Faden interkalar ohne Bevorzugung der oberen Teile und außerdem werden hier sowohl Knoten wie Internodien durch Längswände zerlegt. Besonders die Knoten erfahren ziemlich weitgehende Teilungen. Im übrigen aber bleibt der Typus der Myriotrichen gewahrt.

Auf Grund ihrer allerdings nicht von ihm selber untersuchten Jugendstadien rechnet Kuckuck noch hierher eine Myriotrichia densa Batters (Fig. 226, *2*). Die Wirtelbildung tritt an den alten Exemplaren erheblich zurück; dagegen treten scharf hervor verzweigte Assimilationsfäden (*a*), welche die Sporangien (*sp*) seitlich tragen.

Kurztriebe, welche als Assimilatoren fungieren, sind übrigens schon bei Myr. clavaeformis zu verzeichnen.

Ob Pringsheim's eigenartiger Sorocarpus uvaeformis (vgl. auch Kjellman) und das noch seltsamere Discosporangium Falkenberg neben einfachen Myriotrichiaformen ein Plätzchen finden möchten, bleibe dahingestellt.

Ziemlich sicher aber reiht sich hier Striaria an: verzweigte Fäden mittlerer Größe mit axilem Hohlraum. Der Sproß entsteht aus einfachen Fäden durch Teilungen wie bei Stictyosiphon. Die den Hohlraum umgebende Wand baut sich meistens nur aus zwei Zellagen von der üblichen Gestaltung auf. Die äußeren Zellen produzieren in zonenförmiger Anordnung Sporangien (unilokulär), welche nach Abgliederung einer basalen Zelle weit über die Fläche hervorragen, von farblosen Haaren und von einzelligen, dickwandigen Assimilatoren begleitet (Fig. 226, *4*).

Asperococcus endlich stimmt in seiner Entwickelung aus Fäden mit der Striaria durchaus überein, ebenso in seinem anatomischen Aufbau, nur werden die Sprosse meistens zu großen darm- oder sackartigen Gebilden, welche an der Basis in einen festen Stiel zusammengezogen sind (Fig. 226, *5*). Damit kontrastieren dann eigenartige Verkümmerungsformen der Ostsee, welche im wesentlichen die primitive Fadenstruktur beibehalten. Trotzdem erzeugen sie Sporangien. Die Normalformen entwickeln unilokuläre Sporangien in Soris, welche über die ganze Oberfläche zerstreut gefunden werden und schon mit bloßem Auge als dunkle Punkte erkennbar sind. Neben den Sporangien stehen (Fig. 226, *6*) zahlreiche, wenigzellige Assimilatoren. Da dieselben hier wie auch bei Striaria und Myriotrichia oft recht derb und starr sind, bezeichnet sie Reinke als Stacheln. Ihnen verdankt die Pflanze den Namen; die Sori fühlen sich meist sehr rauh an.

Die plurilokulären Sporangien stehen nach Buffham bei Asp. bullosus ebenfalls in Sori, untermengt mit „Stacheln", bei Asp. compressus fand sie Sauvageau auf relativ kleinen Pflänzchen, sehr große Flecke bildend, und bei Asp. scaber entdeckte Kuckuck uni- und plurilokuläre nicht selten gemengt und dann von Assimilatoren begleitet; außerdem aber ergaben sich Exemplare, auf welchen die plurilokulären Sporangien allein und dann ohne „Stacheln", oft weite Strecken überziehend, vorkommen.

h. Encoelieae.

Bei KJELLMAN, MURRAY u. a. finden wir in dieser Gruppe auch Asperococcus und manches andere. Ich zog es vor, die letztere auszuschließen und fasse unter dem obigen Namen Colpomenia, Hydroclathrus, Soranthera, Adenocystis und Chnoospora zusammen, muß freilich zugeben, daß Asperococcus manche Ähnlichkeiten mit unserer Gruppe aufweist, ja daß er event. der Stammform derselben recht nahe steht.

Mit Ausnahme der Chnoospora, die nach AGARDH, BARTON u. a. gabelig verzweigt ist, handelt es sich bei den übrigen Gattungen um große, mit Flüssigkeit oder wohl auch mit Luft gefüllte Hohlkörper. So stellt Adenocystis einen kurzgestielten, birnförmigen Körper dar, der nach allen vorliegenden Abbildungen recht regelmäßig ist. Regelmäßig, oft fast kugelig, sind auch die Sorantheren, die in Rhodomela Larix derart verankert sind, daß man sie für Parasiten halten möchte (s. BARTON). Etwas unregelmäßigere Blasen ohne Stiel (Fig. 227) stellt dann meistens Colpomenia dar, und eigenartig ist Hydroclathrus. Die Blasenwandungen sind bei ihm netzig durchbrochen, das Gebilde ist tatsächlich ein „wässeriger" Clathrus cancellatus. Davon sprechen wir im biologischen Teile des Buches.

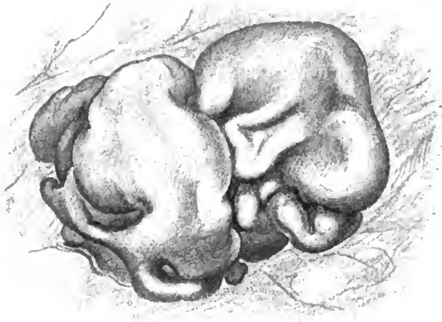


Fig. 227. *Colpomenia sinuosa*. Orig. Nat. Größe. Die großen Blasen von oben gesehen.

Die Wand der erwähnten Blasen ist bisweilen lederig beweglich (Adenocystis, Soranthera [im Alter]), bisweilen knorpelig fest (Colpomenia).

Der Aufbau bietet gegen Asperococcus nichts besonderes; stets wird konstatiert, daß ein deutlicher Vegetationspunkt an allen jenen Körpern nicht vorhanden ist, daß sie wohl allseitig interkalar wachsen.

Für Colpomenia hat wohl am klarsten MITCHELL dargelegt, daß hier primitive Haargruben (Cryptostomata) gebildet werden. Die Rinde senkt sich einfach an gewissen Stellen ein wenig ein, und die peripheren Elemente, welche in die Grube zu liegen kommen, wachsen zu Haaren aus (Fig. 228). Eine deutlich erkennbare mittlere Zelle dürfte damit stets den Anfang machen. Fast mehr

noch als die Bildung der Cryptostomata interessiert die Tatsache, daß nun rings um dieselben (durch Auswachsen der Rindenzellen) Sporangien gebildet werden (Fig. 228, *2*). Speziell plurilokuläre kamen zur Beobachtung. Sind diese entleert, dann entstehen aus den gleichen Basalzellen keulige Gebilde (Fig. 228, *3*), die man als Paraphysen bezeichnete; Assimilatoren ist besser.

Im wesentlichen gleich verhält sich die erwachsene Soranthera, doch ist hier nach BARTON deutlich zu sehen (Fig. 228, *1*), wie neben den Sporangien (unilokulär) und mit diesen gleichzeitig Paraphysen (Assimilatoren) entwickelt werden.

Das macht dann wieder KJELLMAN's und MURRAY's Befunde an Adenocystis verständlich, nach welchen auch hier ganz dieselben Beziehungen zwischen Haargruben und Sporangien vorhanden sind. Nur sind die Cryptostomata hier wohl tiefer und schärfer ausgeprägt. Ähnliches gilt für Chnoospora.

Sind einmal in Konnex mit den Haargruben Sporangien gebildet, dann können sich diese sehr weit über die Thallusfläche ausbreiten und große, zusammenhängende Flecken bilden.

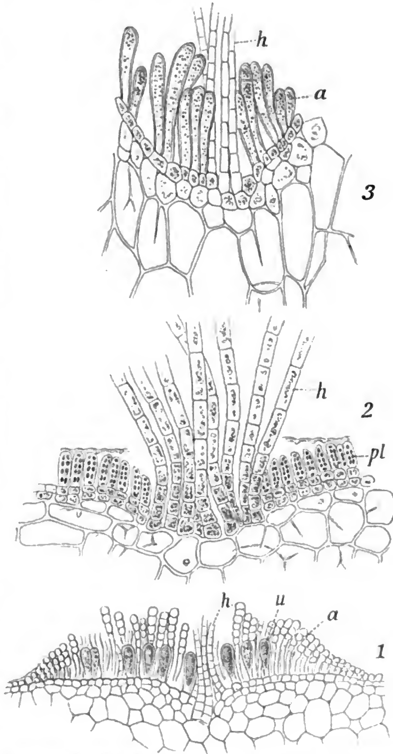


Fig. 228 n. MITCHELL u. BARTON. *1* Sorus v. *Soranthera*. *2* ders. bei *Colpomenia sinuosa*. *3* Haargruben u. Assimilatoren von ders. *h* Haare. *a* Assimilatoren. *u*, *pl* Sporangien.

Die soeben hervorgehobenen Ähnlichkeiten der besprochenen Genera scheinen mir die Vereinigung derselben zu einer Gruppe und auch die Zuziehung der Adenocystis zu rechtfertigen, obwohl manche Autoren geneigt sein werden, sie auch jetzt noch bei den Laminariaceen zu belassen. Leider liegen entwickelungsgeschichtliche Daten über den Thallus kaum vor, um weitere Anhaltspunkte zu geben; nur von

Soranthera fand BARTON junge Stufen. In den jungen Kugeln dieser Alge strahlen zahlreiche, ziemlich dicke Zellreihen vom Zentrum aus, um an der Peripherie in eine kleinzellige Rinde überzugehen, aus welcher zahlreiche, kurze Assimilatoren radial hervorsprossen. Durch Zerreißen der inneren Zellen wird die Kugel später hohl. Außerdem werden — das ist auffallend — die primären Assimilatoren abgeworfen, die Oberfläche erscheint dann auf gewissen Stufen wiederum glatt. Später liefert sie dann, in Verbindung mit den Haargruben und Sporangien, die schon oben erwähnten sekundären Assimilationsfäden (Fig. 228, *3*).

Gehören die Myriotrichen-Asperococcen-Encoelien so zusammen, wie wir annehmen, dann bilden sie in der großen Gruppe der Punctario-Scytosiphoneen eine Nebenreihe, die mit Ectocarpus-Desmotrichum direkt verkettet sein mag. Mit dieser Auffassung schließe ich mich im wesentlichen an REINKE und KUCKUCK an, welche beide die Asperococcen als besondere kleine Gruppe ansehen, und ich trage auch SAUVAGEAU Rechnung, welcher eben jenen Anschluß an Desmotrichum betont.

i. Splachnidium.

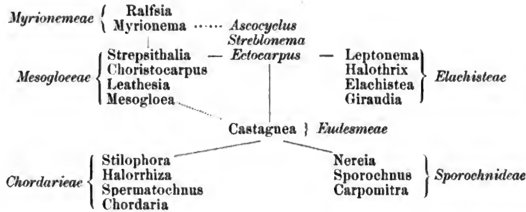
Die Gattung Splachnidium wurde früher gewöhnlich zu den Fucaceen gezählt. MITCHELL und WHITTING aber zeigten, daß dies nicht wohl zulässig sei. Die darmähnlichen Sprosse sind mäßig verzweigt. Ihre Wandung ist mehrschichtig, der große, mittlere Hohlraum wird von einigen Fäden durchzogen. Überall in die Oberfläche sind Gruben eingesenkt, welche allerdings den Conceptakeln von Fucaceen gleichen; sie führen indes neben Haaren einfache unilokuläre Sporangien. Die Gruben entstehen rings um eine birnförmige Initialzelle, doch ist nach den genannten Autoren auffallend, daß diese keinerlei Teilung erfährt. Solche vollziehen sich nur in der Umgebung der Initiale, und die Nachbarzellen derselben sind es auch, welche letztere unter die Sproßoberfläche hinabdrücken. Das würde stark an die Fucaceen erinnern. Auffallend ist auch, daß die nämliche Initiale am Scheitel der Pflanze wiederkehrt, der im übrigen aus gleichartigen meristematischen Zellen zusammengesetzt ist.

Mir scheint, die Sache bedürfe eingehenderer Prüfung. Die Initiale ist noch rätselhaft. Die Zukunft muß dann zeigen, ob MURRAY Recht hat, wenn er für Splachnidium eine besondere Familie schafft. Nicht ausgeschlossen wäre, daß man es mit einem interessanten Übergangsgliede zu tun hat, da aber vorläufig vieles unsicher ist, erwähne ich die Gattung im Anschluß an die Encoelieen.

Mesogloeo-Chordarieen-Reihe.

Die hier zu skizzierende Gruppe ist gut charakterisiert durch den Besitz ausgeprägter mehrzelliger Assimilationsfäden, d. h. die äußersten Auszweigungen sind stark mit Chromatophoren versorgt und häufig auch keulenförmig oder sonst auffallend gestaltet. Während die plurilokulären Sporangien mehrfach variieren, entspringen die unilokulären stets seitlich aus der Basis der Assimilationsfäden. Die Vegetationskörper leiten sich stets von einfachen Fäden her, welche, in der verschiedensten Weise vereinigt und verschlungen, häufig zu einem Pseudoparenchym verkettet werden.

Die Zusammenhänge mögen folgende sein:



k. Eudesmeae.

Zu dieser Gruppe zähle ich nur Castagnea (Eudesme). Ihre Struktur wurde besonders von REINKE und SCHMITZ klargelegt; die Angaben der älteren Autoren reichten nicht ganz aus.

Castagnea virescens bildet 10—20 cm lange und wenige Millimeter dicke, verzweigte Körper (Fig. 229, *A*). Die Weichheit derselben erlaubt ein völliges Zerdrücken, und so kann man leicht erkennen, daß die ganze Masse sich aus verflochtenen Fäden aufbaut. Das zeigt sich besonders auch an ganz jungen Pflanzen. Solche lassen die bei Ectocarpeen übliche Sohle erkennen. Aus ihr erhebt sich zunächst ein monosiphoner Faden (Zentralfaden) (*k* Fig. 229, *B*) mit interkalarem Vegetationspunkt (*v*). Die oberhalb desselben gelegenen Zellen sind stark gefärbt, die übrigen, unteren, schwach. An der unteren Grenze der genannten Wachstumszone wurde eine Anzahl von Seitenzweigen (*h*) gebildet, welche sich aufrichten, dem Mutterfaden anlegen und wie dieser interkalar wachsen. Durch Drehungen können diese Leit- oder Längsfäden miteinander tauartig vereinigt werden, doch ist die Verknüpfung niemals eine sehr feste. Sie produzieren nun ihrerseits (*a* Fig. 229, *B*) an vorgeschriebener Stelle Zweige, welche auswärts (natürlich wieder interkalar) fortwachsen und besondere Neigung zu büscheliger Verzweigung zeigen.

Die Büschel divergieren unter einem rechten Winkel von den Längsfäden und bilden eine durch Gallerte locker zusammenhängende Schicht, welche fast palissadenähnlich wird. Da diese letzten Auszweigungen annähernd auf gleicher Höhe endigen, erscheint die Oberfläche des so entstandenen Vegetationskörpers ziemlich glatt.

Die primären axilen Sprosse erscheinen, wie schon erwähnt, fast farblos, mit Ausnahme der epimeristematischen Enden, die Seitenzweiglein aber besitzen einen reichlichen Vorrat an Chromatophoren und sind meist aus relativ kurzen, etwas tonnenförmigen Zellen, besonders an ihrer Spitze, zusammengesetzt (Fig. 229, *C*). Die radiären Fäden als Assimilationsfäden zu bezeichnen, steht nichts im Wege. Die längsverlaufenden können leitende Organe sein, und deshalb wurde von REINKE der obige Name gewählt, dienen aber auch zweifellos dem Zusammenhalt und der Zugfestigung des Ganzen.

In den Büscheln der Assimilationsfäden entspringen, oft sehr früh gebildete, farblose Haare mit basalem Vegetationspunkt (Fig. 229, *C, D*), und außerdem werden in ihnen die Sporangien produziert.

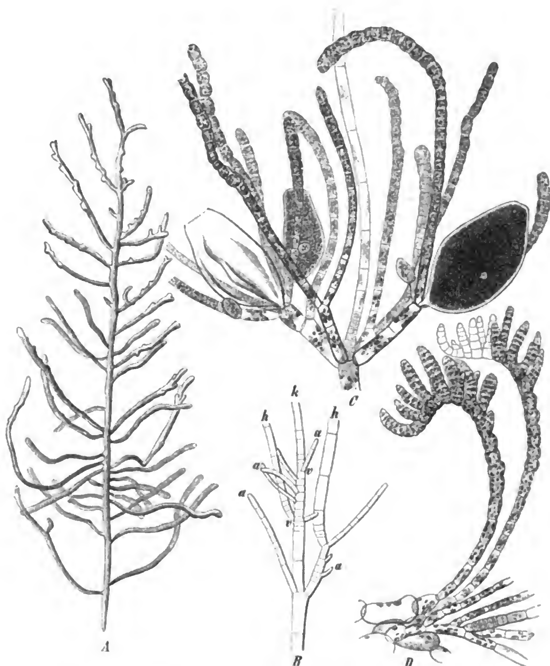


Fig. 229. *Castagnea* (*Eudesme*) *virescens* Thur. (J. Ag.) (aus Engler-Prantl) n. Kützing, Reinke, Thuret. *A* Habitusbild. *B* Spitze eines Keimlings. *k* Zentralfaden. *h* dessen Seitenäste (Längsfäden). *v* Vegetationspunkte. *a* auswärts gerichtete Seitenfäden. *C* Fadenbüschel aus der Rinde mit unilokulären Sporangien. *D* dass. mit plurilokulären Sporangien.

Aus der Figur ist leicht ersichtlich, daß die unilokulären Sporangien immer an der Basis der Assimilationsfäden entstehen und zwar, soweit ich sehe, als seitliche Aussprossungen derselben, wobei wohl der Muttersproß zur Seite gedrängt wird, wie das auch sonst bei den Phaeosporeen so häufig ist.

Die plurilokulären Sporangien entwickeln sich an den oberen Enden der Assimilationsfäden (Fig. 229, *D*). Man wird kaum fehlgehen, wenn

man sie als ursprünglich seitliche Bildungen betrachtet, allein auch die Achse des Assimilationsfadens wird in die Sporangienbildung mit einbezogen (Fig. 229, *D*), wie u. a. bei Desmotrichum (S. 362).

Man wird, worauf schon REINKE, KJELLMAN, SCHMITZ hinweisen, Castagnea virescens ohne Bedenken von Ectocarpus-Arten, wie Ect. irregularis usw., ableiten können, unter dem Hinweis auf eine hier sukzessive inszenierte Arbeitsteilung der Zweige verschiedener Ordnung, welche bei den Ectocarpus-Arten noch nicht vorhanden ist. Diese Ableitung halte ich für die beste, wir werden indes sehen, daß doch event. noch eine andere möglich ist.

1. Mesogloeeae.

Strepsithalia, Choristocarpus, Leathesia, Mesogloea, Liebmannia versuche ich unter obigem Namen zusammenzuziehen, selbst auf die Gefahr hin, daß manchem Fachgenossen die Gesellschaft etwas zu bunt erscheint.

Stellten wir Castagnea u. a. in Parallele zu aufrechten Ectocarpeen, so bildet Strepsithalia Bornet (Fig. 230) nach den AngabenSAUVAGEAU's ein Seitenstück zu Streblonema, gleichsam eine kriechende Castagnea.

Reich verzweigte, mäßig stark gefärbte Fäden dieser Alge kriechen auf Helminthocladia, Liagora u. a. In bestimmten Abständen entsenden sie zum Substrat senkrechte Äste, welche an ihrer Spitze ein dichtes Büschel von Assimilationsfäden und dazwischen einige Haare tragen. Die Büschel sind namentlich bei jungen Pflanzen deutlich getrennt, können aber auch so dicht stehen, daß das Ganze zu einem nicht ganz kleinen Polster wird. Die Zweiglein sind in den Büscheln durch Gallerte lose verklebt. Die zahlreichen Haare aber treten über dieselbe hervor. Die unilokulären Sporangien sitzen den Assimilationsfäden an deren Basis seitlich an, nur gelegentlich stehen sie auch an Stelle eines solchen. Die plurilokulären Sporangien sind umgewandelte Spitzen von Assimilationsfäden. SAUVAGEAU fand uni- und plurilokuläre Sporangien meist auf verschiedenen Pflänzchen, und dann waren die Assimilationsfäden im letzteren Falle kürzer und gedrungener. Doch kommen auch beide Arten von Fortpflanzungsorganen nebeneinander vor.

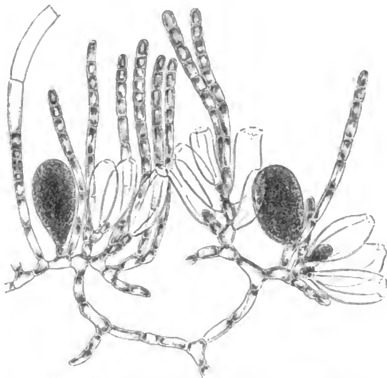


Fig. 230. *Strepsithalia Liagorae* n. SAUVAGEAU.

Cylindrocarpus microscopicus Crouan (Fig. 231, *4*, *5*) sendet seine Kriechfäden (*e*) in das Gewebe von Gracilaria u. a. Später brechen nach außen zahlreiche Äste hervor, welche selbst relativ schwach gefärbt sind;

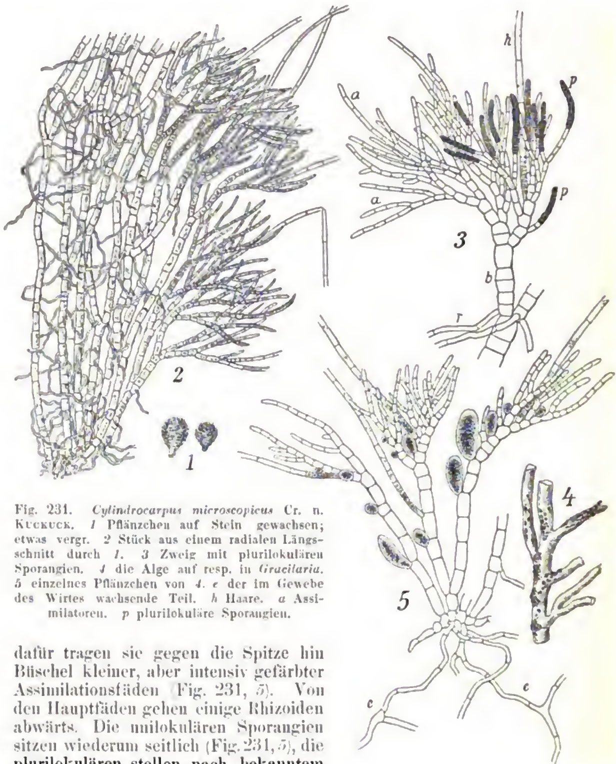


Fig. 231. *Cylindrocarpus microscopicus* Cr. n. Kuckuck. *1* Pflänzchen auf Stein gewachsen; etwas vergr. *2* Stück aus einem radialen Längsschnitt durch *1*. *3* Zweig mit plurilokulären Sporangien. *4* die Alge auf resp. in *Gracilaria*. *5* einzelnes Pflänzchen von *4*. *e* der im Gewebe des Wirtes wachsende Teil. *h* Haare. *a* Assimilatoren. *p* plurilokuläre Sporangien.

dafür tragen sie gegen die Spitze hin Büschel kleiner, aber intensiv gefärbter Assimilationsfäden (Fig. 231, *5*). Von den Hauptfäden gehen einige Rhizoiden abwärts. Die unilokulären Sporangien sitzen wiederum seitlich (Fig. 231, *5*), die plurilokulären stellen nach bekanntem Muster Umbildungen von Assimilationsfäden dar. (Fig. 231, *3*.)

Wir brauchten diese sehr erheblich an Strepsithalia erinnernde Art kaum zu erwähnen, wenn sie nicht nach Kuckuck noch in einer etwas anderen Form vorkäme. Epiphytisch (auf Kalksteinen usw.) bildet sie kleine birnförmige Körper (Fig. 231, *1*). In diesen erheben sich von einer Sohle

zahlreiche, wenig gefärbte derbe Fäden, welche sich nach der Peripherie hin reichlicher (büschelig) verzweigen (Fig. 231, *2*). Die Büschel schließen ziemlich fest zusammen, außerdem sorgen im Innern zahlreiche Rhizoiden für die erforderliche Verbindung. Durch Wachstum der Büscheläste (an ihrer Basis?) kann wohl eine Vergrößerung der Thalli erzielt werden.

Hieran, scheint mir, schließt sich leicht Leathesia, deren höchstentwickelte Formen (Fig. 232) mehr oder weniger unregelmäßige, mit Flüssigkeit oder Luft gefüllte Blasen oder auch feste Polster auf totem oder lebendem Substrat bilden.



Fig. 232. *Leathesia difformis* auf *Furcellaria fastigiata*. Orig.

Die einfachste Form dürfte Leathesia concinna nach KUCKUCK sein. Der Autor beschreibt für sie eine Sohle, von welcher sich verzweigte chromatophorenarme „Markfäden" erheben. Diese schließen zu einem kompakten Lager oder Polster zusammen, das durch Gallerte gefestigt wird. Auf ihrem oberen Ende tragen die Markfäden Assimilatoren, basale unilokuläre, annähernd terminale plurilokuläre Sporangien und Haare (Fig. 233 u. 234). Ein Wachstum der Polster muß wohl durch Teilungen an der Grenze von Markfäden und Assimilatoren erfolgen. Obwohl genauere Angaben nicht vorliegen, schließe ich das aus KUCKUCK's Abbildung Fig. 233, in welcher die entleerten Sporangien tiefer stehen als die jungen. Noch sicherer darf man eine Vergrößerung der skizzierten Art bei Leathesia difformis annehmen (Fig. 232); sie gehört zu den recht lange wachsenden Formen, die im Alter hohl werden. Leider ist über ihre Entwickelung noch recht wenig bekannt, nur aus THURET's Abbildungen kann man ersehen, daß die unter den Assimilatoren befindlichen Zellagen sich stark vergrößern und sich partiell von einander lösen.

Mit der eben besprochenen Gattung scheinen mir Myriactis, Petro-

spongium und einige andere, die THURET, KJELLMAN usw. abbilden, soviel Ähnlichkeit zu haben, daß eine weitere Besprechung kaum nötig ist, freilich liegen auch keine genügenden Angaben über die Entwickelung vor.

Dagegen müssen Mesogloea und Liebmannia Erwähnung finden. Das sind derbe, fadenförmig verzweigte Algen, der Eudesme nicht unähnlich; sie lassen, wie diese, Längsfäden und radial gestellte Assimilatoren unterscheiden, welche durch Gallerte und Rhizoiden zusammengehalten werden. Wie diese Gewebe sich entwickeln, ist unsicher; ein prinzipieller Unterschied von Leathesia concinna u. a. scheint nicht vorhanden zu sein, möglicherweise ist das Verhältnis ungefähr dasselbe wie zwischen polsterförmigen und buschförmigen Codien (S. 298).

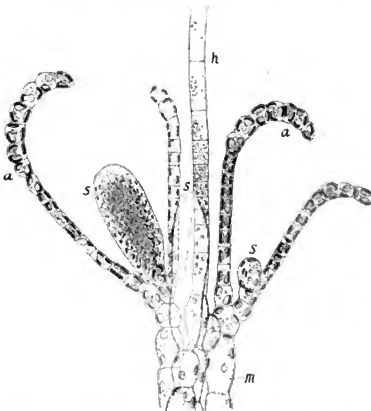


Fig. 233. *Leathesia concinna*. Orig. KUCKUCK. Stück aus dem peripheren Teil des Thallus. *h* Haare. *s* Sporangien. *a* Assimilatoren. *m* Markfäden.

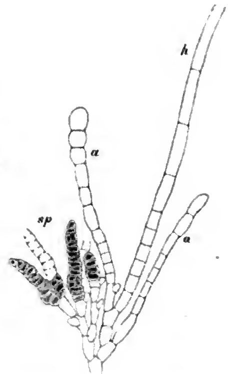


Fig. 234. *Leathesia concinna* n. KUCKUCK. Stück aus dem Thallus mit plurilokulären Sporangien (*sp*).

Nach dem Gesagten ist man vorläufig in Zweifel über etwaige Beziehungen unserer Gruppe zu den Eudesmeen, man wird im allgemeinen geneigt sein, beide zu vereinigen, allein solange unsere Kenntnisse so lückenhaft sind, scheint es mir vorsichtiger, es mit KJELLMAN bei einer Trennung zu belassen. Ich tue das um so lieber, als vorläufig nicht zu übersehen ist, ob man eine aufsteigende Entwickelung von Strepsithalia zur Mesogloea anzunehmen hat oder umgekehrt eine absteigende.

m. Myrionemeae.

Zu dieser Gruppe könnte man schon Strepsithalia rechnen, denn sie leitet wohl unmittelbar zu ihr hinüber.

Als eine „kondensierte“ Strepsithalia kann man wohl die Gattung

Myrionema (s. Sauvageau) auffassen. Myr. vulgare bildet wie verschiedene Algen eine scheibenförmige pseudoparenchymatische Sohle, deren Zusammensetzung aus Einzelfäden indes noch immer deutlich ist — das Ganze wächst fast genau wie Coleochaete soluta. Aus der Sohle erheben sich, vom Zentrum her beginnend, neben den üblichen Haaren vertikale Assimilationsfäden mit der schon mehrfach erwähnten Stellung der verschiedenartigen Sporangien (Fig. 235, *1*). Eine seitliche Entstehung der plurilokulären Sporangien ist in Fig. 235, *1* noch erkennbar.

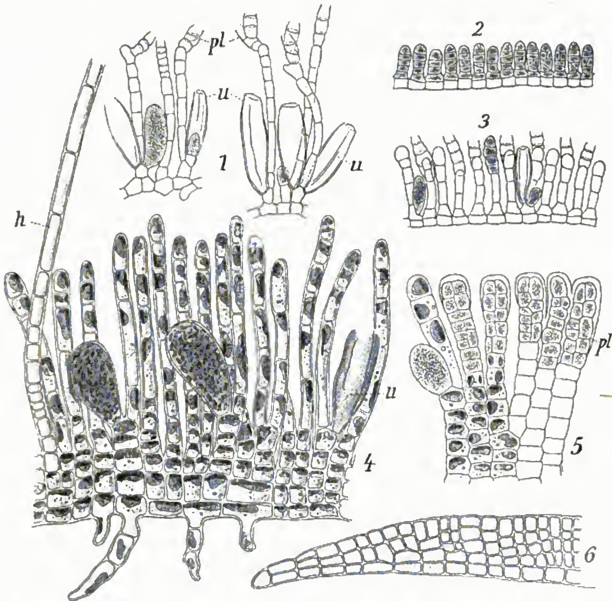


Fig. 235. *1—3 Myrionema vulgare* n. Sauvageau. *4—6 Ralfsia clavata* n. Reinke's Atlas u. Kuckuck. Thalluslängsschnitte. *h* Haare. *pl* plurilokuläre, *u* unilokuläre Sporangien.

Nach Sauvageau gibt es aber neben der eben erwähnten Form von Myrionema vulgare andere, bei welchen die Haare und Assimilatoren fast oder völlig unterdrückt sind. Das ist schon in Fig. 235, *3* sichtbar, aber noch weiter gegangen ist die Rückbildung in dem durch Fig. 235, *2* wiedergegebenen Fall. Hier sitzen die plurilokulären Sporangien der Sohle direkt und ohne Zwischenglieder auf. Derartige Differenzen können an demselben Individuum wahrgenommen werden.

Als vorgeschrittene Myrionemeen dürften dann die Ralfsien (Fig. 235,

4—6) aufzufassen sein, jene dunklen, auf Steinen, Muschelschalen usw. nicht seltenen Krusten, welche an der Wassergrenze emergierend als schwarze Streifen makroskopisch bemerkt werden. Hier liegt eine kompakte parenchymatische Sohle vor, welche nach dem Muster der Coleochaete scutata ein normales Randwachstum zeigt. Die Kruste wird aber mehrschichtig, indem sich aus der eigentlichen Sohle Zellreihen vertikal aufwärts erheben (Fig. 235, *6*). Diese sind zwar parenchymatisch verbunden, lassen sich aber noch deutlich auf Einzelfäden zurückführen, wie das u. a. aus der eingesenkten Stellung der Haare hervorgehen dürfte (Fig. 235, *4*). Die Parenchymreihen gehen später unter Abhebung einer kutikuloiden Schicht an ihrer Spitze in getrennte Assimilatoren über, welche meistens nur unilokuläre Sporangien (Fig. 235, *4*) in bekannter seitlicher Stellung führen. Batters und Kuckuck fanden jedoch auch an einigen Ralfsia-Arten neben solchen die plurilokulären Sporangien (Fig. 235, *5*) in Terminalstellung.

Damit bestätigt sich die Richtigkeit der von Reinke vertretenen Auffassung, daß Ralfsia sich den Myrionemaceen anreihe.

Nach den Erfahrungen an Myrionema liegt es nun nahe, wie das auch viele Autoren tun, Ascocyclus u. a. hier anzuschließen, alle jene Formen, welche aus der Sohle direkt oder auf verschieden langen vertikalen Fäden plurilokuläre Sporangien hervortreten lassen. Obwohl hier spezifische Assimilationsfäden niemals gebildet werden, ist eine derartige Ableitung zweifellos möglich unter Berücksichtigung der auch bei Myrionema vorkommenden Reduktionen (Fig. 235, *2*.) Da man aber bislang unilokuläre Sporangien bei Ascocyclus usw. nicht fand, wird man wohl eine endgültige Entscheidung nicht eher treffen können, als bis man über diese definitiv im klaren ist, und so glaube ich zunächst an der oben (S. 356) gegebenen Ableitung des Ascocyclus usw. direkt von den Streblonemen festhalten zu sollen.

n. Elachisteae.

Die Gruppe kann man wohl am besten als Parallelreihe zu den Mesogloceae bezeichnen, namentlich die Polsterformen derselben wiederholen sich hier. Es tritt aber ein Unterschied sofort hervor: die farblosen Haare fehlen fast immer, sie sind ersetzt durch lange, intensiv gefärbte Fäden oder analoge Organe, und so erhalten wir in der Regel kurze, bisweilen keulenförmige und daneben lange fädige Assimilatoren, welche die ersteren weit überragen (Fig. 236 u. 237). Leptonema, Halothrix, Elachistea und Giraudia sind die Hauptvertreter.

Reinke's Leptonema stellt kurze, lockere Räschen dar (Fig. 236, *1*, *2*). Von einer unregelmäßigen Sohle erheben sich mäßig zahlreiche, nach oben hin völlig unverzweigte Fäden. Diese wachsen zunächst durch Teilung der Zellen im ganzen Fadenverband in die Länge, bald aber hört dies allgemeine Wachstum auf, und es bleibt nur ein interkalarer Vegetationspunkt an der Basis der langen Fäden übrig. Wie lange derselbe tätig ist, ersehe ich aus Reinke's Angaben nicht, doch gehen aus ihm zunächst Zweige hervor, welche wie die primären wachsen und welche sich wiederum an der Basis verzweigen. Schließlich bilden gewisse Büschel unilokuläre Sporangien aus dem basalen Vegetationspunkt (Fig. 236, *1*, *4*). Andere Büschel bilden plurilokuläre Sporangien an den Spitzen der langen Fäden (Fig. 236, *2*). Bei Leptonema fasciculatum var. flagellare (Fig. 236, *5*) stehen solche einfach seitlich wie bei vielen Ectocarpeen, bei den anderen Formen werden die ganzen oberen Fadenzellen zum gleichen Zweck aufgebraucht, doch ist hier genau so wie bei Eudesme (Fig. 229) ihre Entstehung aus seitlichen Organen immer noch angedeutet.

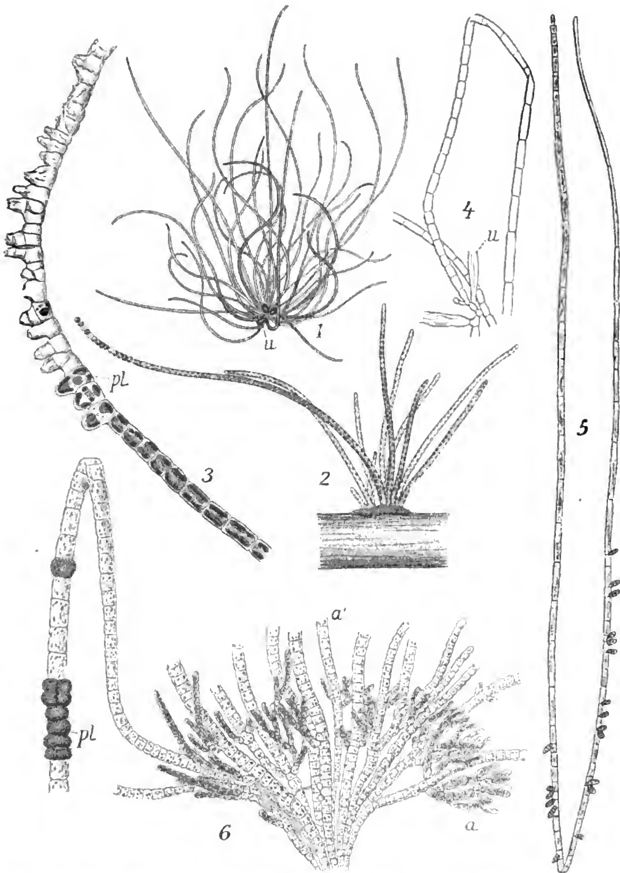


Fig. 236 n. REINKE's Atlas. *1 Leptonema fasciculatum* mit unilok. Sporangien. 2 dass. mit plurilokulären Spor. 3 Faden mit plur. Sporangien an der Spitze. 4 dass. mit unilokul. Spor. an der Basis. 5 *Lepton. fasciculatum* v. *flagellare* mit plurilok. Spor. 6 *Halothrix lumbricalis*. *a* kurze, *a'* lange Assimilatoren. *u* uni-, *pl* plurilok. Sporangien.

Leptonema mag man an Strepsithalia anschließen, man kann aber auch wohl auf Ectocarpeen direkt zurückgehen, findet sich doch auch hier schon, wie wir oben zeigten, die Neigung, einen Teil der Sporangien, besonders gern die unilokulären, an die Basis zu verlegen.

Halothrix lumbricalis Reinke (Fig. 236, *6*) wächst im wesentlichen wie Leptonema, doch ist der in den langen Assimilationsfäden basal gelegene Vegetationspunkt tätiger; aus den von ihm hypomeristematisch abgegliederten Zellen entspringen kurze, aber ziemlich dichte Büschel von Assimilationsfäden (Fig. 236, *6a*), die wir bei Leptonema noch vermissen. Man kann hier, wenn man will, mit Reinke zwischen assimilierenden Lang- (*a'*) und Kurztrieben (*a*) unterscheiden. Unilokuläre Sporangien sind nicht bekannt; plurilokuläre entstehen zu mehreren vereinigt durch eigenartige Teilung der langen Assimilatoren (Fig. 236, *6 pl*).

Symphoricoccus radians Reinke schließt sich hier der Hauptsache nach an.

Elachistea, welche in kleinen, ziemlich festen Polstern besonders auf größeren Algen wächst (Fig. 237, *1*), ist am leichtesten aufzufassen als eine Halothrix, deren basale Teile gegeneinander gepreßt und durch Gallerte vereinigt sind. Hier sind aber die basal-interkalaren Vegetationspunkte der Assimilationsfäden stark tätig. Sie bilden nach unten hin (*m* Fig. 237, *2*) fast farblose Markfäden, nach oben hin schieben sie immer neue Assimilatoren zwischen die älteren ein. So resultiert ein festes, farbloses „Mark", das von einer palissadenartigen Schicht kurzer Assimilatoren (Paraphysen) überzogen wird (Fig. 237, *2 a*). Zwischen diesen ragen dann die langen Assimilationsfäden weit hervor (Fig. 237, *2 a'*).

Fig. 237. *Elachistea scutulata* n. Thuret. *1* Polster auf den Riemen der Himanthalia. *2* Längsschnitt durch ein Polster. *w* Gewebe der Wirtspflanze. *m* „Mark". *a* kurze, *a'* lange Assimilationsfäden.

Die Sporangien entstehen bei Elachistea scutulata nicht basal-seitwärts an den Assimilatoren, sondern sie resultieren nach Thuret aus der Umwandlung eines kurzen Assimilationsfadens (Fig. 237, *2*).

Für El. stellaris und fracta gibt Gran, für El. fucicola Rosenvinge plurilokuläre Sporangien nach dem Muster der Leptonema an. Die Dinge sind freilich recht selten zur Beobachtung gelangt.

Nach gelegentlichen Notizen und eigenen Wahrnehmungen überwintern die Polster mancher Elachistea-Arten; es gehen dabei zum mindesten die langen Assimilatoren zugrunde, ob auch andere Organe periodisch abgeworfen werden, ist mir unbekannt.

Giraudia, die schon DERBÈS und SOLIER, später eingehender GOEBEL untersuchten, hat im wesentlichen die Wachstums- und Verzweigungsweise eines Leptonema oder einer Halothrix, nur ist an Stelle der langen haarigen Assimilatoren ein parenchymatischer Körper getreten, der die Form einer langgestreckten Keule oder Spindel hat. Dieser trägt, wie üblich, die wachsende Zone an seiner Basis und selbige besteht dort auch nur aus einer einzigen Zellreihe. Auch die jüngsten Seitensprosse, welche unterhalb des interkalaren Vegetationspunktes hervortreten, sind einreihig, sie werden aber sehr rasch durch wiederholte Längs- und Querteilung parenchymatisch.

Plurilokuläre Sporangien entstehen bei Giraudia aus kurzen, monosiphonen Ästen an der Basis der Assimilatoren (wie bei Leathesia), außerdem entwickeln sie sich aus diesen selbst (vgl. Leptonema), indem aus der Oberfläche verschieden große Sori hervortreten, oder endlich indem die Spitze der „Keule" umgewandelt wird.

Ob diesen verschieden entwickelten Sporangien, resp. den aus ihnen entleerten Schwärmern eine verschiedene Funktion zukommt, weiß man nicht.

Giraudia bildet wohl die höchstentwickelte Form der hier besprochenen Gruppe.

o. Chordarieae.

Gattungen: Spermatochnus, Stilophora, Halorrhiza, Chordaria.

Spermatochnus paradoxus Roth haben REINKE und seine Mitarbeiter im Aufbau genau geschildert. Die Pflanze bildet scheinbar dichotom verzweigte bis 1 mm dicke Fäden (Fig. 238, *1*). Ein axiler Längsschnitt (Fig. 238, *4*) zeigt uns einen Zentralfaden, welcher aus einer einzigen Reihe von Zellen zusammengesetzt wird. Gekrönt wird dieselbe von einer Scheitelzelle (*v*); das Wachstum des Ganzen ist so streng an diese gebunden, daß die von ihr durch Querwände abgegliederten Segmente keine weiteren Teilungen erfahren, sie strecken sich nur erheblich in die Länge (Fig. 238, *4*). Jedes Segment produziert vier (selten fünf) primäre Wirteläste, die sich sehr rasch (Fig. 238, *5*) als Assimilatoren (*a*) zu erkennen geben. Fig. 238, *3* aber zeigt, daß die Wirtelglieder sukzedan entstehen und außerdem in den benachbarten Quirlen miteinander gekreuzt sind.

Die Streckung der Segmente erfolgt unterhalb der Insertionsstelle der Wirtelassimilatoren und alsbald sieht man auch, daß aus der Basalzelle (*b*) der letzteren abwärts gerichtete Äste hervorgehen, wie aus Fig. 238, *5* u. *6* sofort ersichtlich ist. Aus der ersteren erkennt man auch, daß diese Berindungsfäden zunächst noch nicht zusammenschließen. Später aber werden sie durch seitlich abgegliederte Äste zu einer vollkommenen Hülle um den Zentralfaden vereinigt. Auch nach abwärts suchen die Berindungsfäden festen Anschluß an die Nachbarn (Fig. 238, *4*), das versteht sich fast von selbst.

Späterhin wird nun die Rindenschicht verstärkt; das geschieht einerseits durch Fäden, welche aus der epibasalen Zelle der Assimilatoren hervorgehen (*epb* Fig. 238, *6*), andererseits aber und hauptsächlich durch wiederholte Tangentialteilungen in der primären Rindenschicht (bei *r*, Fig. 238, *4*). REINKE zählte bis zu sieben Rindenlagen.

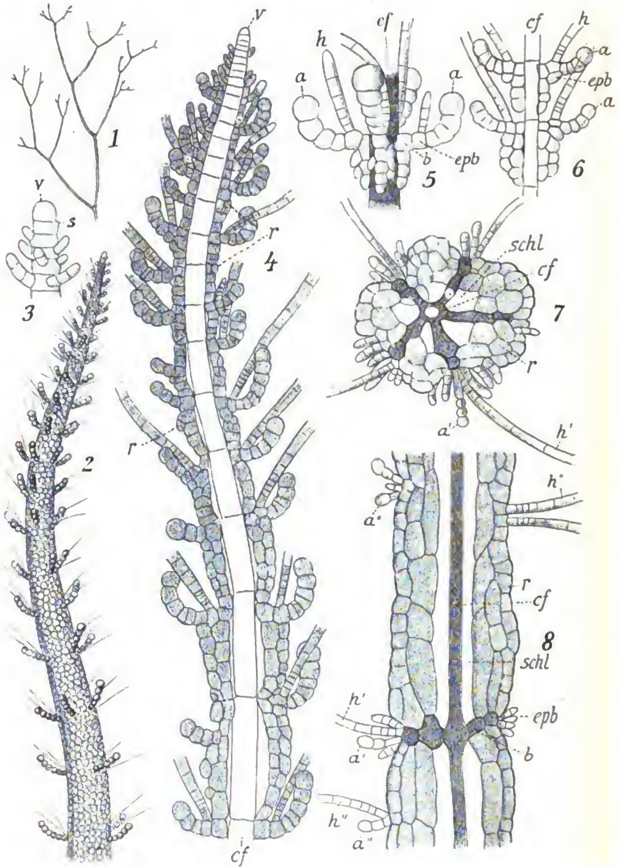


Fig. 238. *Spermatochnus paradoxus* n. REINKE's Atlas. *1* Habitusbild. *2* Sproßspitze von außen. *3* Vegetationspunkt. *4* Sproßspitze im Längsschnitt. *5* Zentralfaden (*cf*) mit primärem Astwirtel und beginnender Berindung. *6* dass. im Längsschnitt. *7*, *8* Quer- resp. Längsschnitt durch einen älteren Sproß. *v* Scheitelzelle. *s* Segment. *cf* Zentralfaden. *schl* schleimführender Hohlraum. *h*, *h'*, *h"* Haare. *a*, *a'*, *a"* Assimilatoren. *r* Rinde. *b* Basalzelle. *epb* Epibasalzelle.

Die ganze Rinde hebt sich später vom Zentralfaden ab; dieser ist nunmehr zunächst von Schleim mantelförmig umgeben (*schl* Fig. 238, *7*, *8*), erst dann folgt die Rinde. Letztere steht mit dem Zentralfaden nur noch durch die primären Wirteläste in Verbindung (Fig. 238, *7*, *8*).

Betrachtet man jetzt den Sproß, mäßig vergrößert, von außen, so erhält man das Bild der Fig. 238, *2*. Aus der pseudoparenchymatischen Rinde ragen die primären Assimilationsfäden hervor. Diese letzteren aber werden späterhin, wenn die Fruktifikation beginnen soll, abgeworfen, meistens mitsamt dem Haar, welches aus den epibasalen Zellen schon sehr zeitig hervorgeht (Fig. 238, *5*, *6*, *h*). Es bleiben nur die in der Rinde steckenden Zellen der Assimilatoren (Wirteläste), d. h. die basale und epibasale übrig (Fig. 238, *8*, *b*, *epb*). Erstere hat sich stark verlängert, letztere aber produziert jetzt Haare (*h'*), sekundäre Assimilationsfäden (*a'*) und schließlich an der Basis der letzteren unilokuläre Sporangien. Diese sind ihrer Entstehung gemäß zu Gruppen (Sori) vereinigt, welche durchaus gesetzmäßig angeordnet sind, entsprechend der Stellung der primären Assimilationsfäden.

Späterhin freilich entstehen an den älteren Sproßteilen an ganz beliebigen Stellen der Rinde Assimilatoren und Haare, die man als tertiäre bezeichnen kann (*a''*, *h''*, Fig. 238, *8*), und in Verbindung mit diesen auch Sori.

Von Spermatochnus aus ist dann auch Stilophora (Fig. 239, *1*, *2*) leicht verständlich. Ein scharfer Unterschied dieser Gattung von der ersteren besteht aber in der Anwesenheit von einem bis fünf Zentralfäden; ein solcher ist selten, vier dagegen bilden die Regel. Demgemäß zeigt der Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt der Stilophora meist zwei solcher Achsenfäden (Fig. 239, *1*, *2*). Weiterhin ist von Wichtigkeit, daß diese Fäden nur scheinbar Scheitelzellen haben. Reinke betont ausdrücklich, daß die apikale Zelle (*sp* Fig. 239, *1*, *2*) sich nicht oder nur äußerst selten teilt, das Längenwachstum wird vielmehr durch die subapikalen Zellen (*v*) inszeniert und vermittelt.

Die Berindung aber vollzieht sich im wesentlichen nach dem Muster des Sporochnus; nur stehen die primären Assimilationsfäden nicht so regelmäßig, und ebenso gehen die Sori scheinbar aus beliebigen Zellen hervor. Doch muß ich dieserhalb auf Reinke verweisen; prinzipielle Abweichungen sind nicht gegeben.

Schon bei Stilophora ist die Neigung vorhanden, schließlich die ganze Oberfläche der Sprosse zur Bildung von Sori zu verwenden. Das ist nun noch weiter ausgebildet bei Halorrhiza Ktz., hier ist tatsächlich die Außenseite der Sprosse mit Assimilatoren und Sporangien gleichmäßig überzogen. Von einzelnen Sori ist also hier nicht mehr die Rede.

Der Aufbau harmoniert im Prinzip wiederum mit dem von Stilophora, während aber bei dieser die Zentralfäden überall fest aneinander liegen, sind dieselben bei Halorrhiza an der Spitze völlig frei (Fig. 239, *3*); es verkleben erst die Segmente, welche einen Seitenzweig (Assimilator) gebildet haben. Die Terminalzelle der Zentralfäden ist wiederum an der Zellvermehrung unbeteiligt.

Chordaria schließlich zeigt in der Verteilung ihrer Sporangien über die ganze Oberfläche der Sprosse (vgl. Fig. 239, *7*) völlige Übereinstimmung mit Halorrhiza; ihre Vegetationspunkte aber erinnern bei ganz jungen Pflänzchen (Fig. 239, *4*) an diejenigen von Spermatochnus. Ein Unterschied freilich tritt in den Assimilationsfäden hervor: Dieselben sind kürzer und zeigen besondere Neigung, ihre Terminalzelle blasig aufschwellen zu lassen und mit Chromatophoren weitgehend auszustatten.

Einer solchen Veränderung unterliegt bei etwas älteren Pflanzen auch die Spitzenzelle (*sp*) des Zentralfadens (Fig. 239, *5*). Natürlich verliert sie damit ihre Eigenschaft als Scheitelzelle; die Teilungen vollziehen sich jetzt in der subterminalen Zelle, die Assimilatoren usw. gehen meist aus der drittoberen Zelle seitlich hervor. Im übrigen erfolgt die Berindung des Zentralfadens den vorerwähnten Gattungen analog.

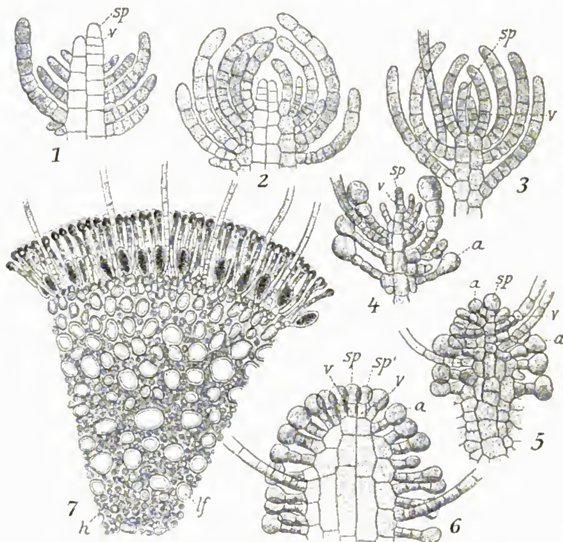


Fig. 239 n. Reinke's Atlas. *1, 2* Scheitel von *Stilophora rhizoides*. *3* ders. bei *Halorrhiza vaga*. *4, 5* Scheitel von *Chordaria divaricata*. *6* ders. von *Chordaria flagelliformis*. *7* Querschnitt durch den Sproß von *Chord. flagelliformis*. *sp* Spitzenzelle. *v* Vegetationspunkt. *a* Assimilatoren. *lf* Längsfäden. *h* Hyphen.

Aber auch die erwähnte Gestaltung des Scheitels wird nach Reinke nicht dauernd beibehalten, vielmehr erscheint er an noch älteren Pflanzen in der durch Fig. 239, *6* wiedergegebenen Form. Die Zelle *sp* krönt auch hier noch den Zentralfaden, und es entstehen nach links hin aus den Segmenten der subterminalen Zelle (*v*) die Assimilatoren (*a*). Rechts neben *sp* ist ein zweiter Zentralfaden (*sp'*) aufgetreten, der ebenso funktioniert wie der erste. Reinke leitet ihn auch von diesem ab.

Wie dann aus dem zuletzt besprochenen Scheitel das fertige Gewebe wird (Fig. 239, *7*), ist wohl noch nicht in allen Einzelheiten klar.

Die Ähnlichkeit im Bau der fertigen Sprosse mit denjenigen von Dictyosiphon oder Gobia ist recht auffallend, die Entwickelung aber, das darf hier wohl nochmals betont werden, ist eine recht verschiedene.

Bei den meisten der behandelten Gattungen herrscht die Neigung, die zentralen Elemente voneinander zu trennen. Daraus resultiert dann entweder ein mittlerer Hohlraum oder es ergeben sich, durch den ganzen Sproß zerstreut, isolierte Längsfäden (*lf* Fig. 239, *7*). Diese stehen nur noch an wenigen Stellen miteinander in Querverbindung, sie sind in Schleim- resp. Gallertmassen eingebettet, und außerdem bemerkt man, namentlich in den unteren Thallusteilen, zwischen ihnen kleinere Zellen, das sind Hyphen, welche an beliebigen Zellen entspringen und dann abwärts wachsen. Viele von ihnen treten unten hervor und bilden die Haftscheibe.

Daß Spermatochnus, Stilophora, Halothrix und Chordaria zusammengehören, dürfte auf Grund der Reinke'schen Angaben zweifellos sein, wenn dieselben auch bezüglich der letzteren Gattung noch einzelne Lücken aufweisen. Reinke hat dann darauf hingewiesen, daß hier ein Übergang vom trichothallischen zum normalen Scheitelwachstum sich abspiele. Er hat zweifellos recht, und ich trage daraufhin meinerseits kein Bedenken, Castagnea und Stilophora einander zu nähern. Bei beiden Gattungen haben wir einige wenige Zentralfäden, und wenn auch denjenigen der Stilophora die typische Trichothallie der Castagnea fehlt, so erinnert ihre Wachstumsweise doch deswegen stark an diese, weil die Spitzenzelle an den Teilungen nicht nennenswert partizipiert. Streng genommen sind diese bei Stilophora auch noch interkalar, mag auch das lange Haar über dem Vegetationspunkte fehlen. Erst bei Spermatochnus tritt ein Zentralfaden scharf hervor, und außerdem ist hier nun auch eine typische Scheitelzelle entwickelt. Doch schon bei der nächsten Gattung, Chordaria, funktioniert dieselbe nur kurze Zeit, und in älteren Sprossen tritt die Neigung zu interkalarer Teilung wieder scharf in die Erscheinung, ebenso wie wir das in der Parallelreihe der Dictyosiphoneen zu konstatieren hatten.

p. Sporochnideae.

Mit der Gruppe der Eudesmeae wird man auch die Sporochniden (Sporochnus, Nereia, Carpomitra, Bellotia und Perithalia) in Verbindung bringen müssen. Es handelt sich um Sprosse, die gewöhnlich in einer Ebene verzweigt sind und an den Enden aller Triebe auffallende Büschel farbiger Fäden („Haare“) tragen. Bei Sporochnus (Fig. 240), Bellotia u. a. lassen sich Lang- und Kurztriebe leicht unterscheiden, bei Nereia (Fig. 241) und Carpomitra ist diese Differenz zum mindestens keine scharfe. Die Gruppe ist von Agardh, Harvey, Kjellman systematisch behandelt, Johnson gab einige Daten über das Wachstum, einen klaren Überblick über den Aufbau gewinnt man aber erst aus Untersuchungen, welche Berthold in Neapel anstellte, ohne sie zu veröffentlichen. Ich darf sein Manuskript hier benutzen.

Bei Sporochnus besteht das Gewebe des erwachsenen Sprosses in der Mitte aus großen, fast farblosen und langgestreckten Zellen, die derbe Längswände, aber zarte Querwände haben. An der Peripherie sind die Zellen kürzer, sie werden nach außen fast isodiametrisch und besitzen dort auch zahlreiche Chromatophoren. Durch Teilungen in dieser Außenrinde kann eine Verdickung des Ganzen vor sich gehen.

Ein Bild dieser Verhältnisse, allerdings in sehr jugendlichem Zustande, gibt Fig. 240, *4*. Sie stellt einen Längsschnitt durch den Scheitel einer jungen, wachsenden Pflanze dar, und man kann aus ihr ersehen, wie die

Längsreihen, welche den Thallus aufbauen, sich gleichsam in die Fäden des Schopfes auflösen.

Die Figur ergibt aber auch, daß die übliche Angabe, welche wir z. B. bei JOHNSON finden, wonach an der Basis jedes der Einzelfäden ein Vegetationspunkt liegt, zum mindesten nicht im vollen Umfange zutrifft. Die Zuwachszone des Gesamtsprosses liegt hier vielmehr ziemlich tief in der durch *v* bezeichneten Region (Fig. 240, *4*). Die Zellkomplexe dort bauen auf das Sproßende einfach neue Elemente auf und heben den Haarzopf empor, ohne ihn zu verändern.

Seitenzweige (*spr*) (mögen sie sich später zu Kurz- oder Langtrieben

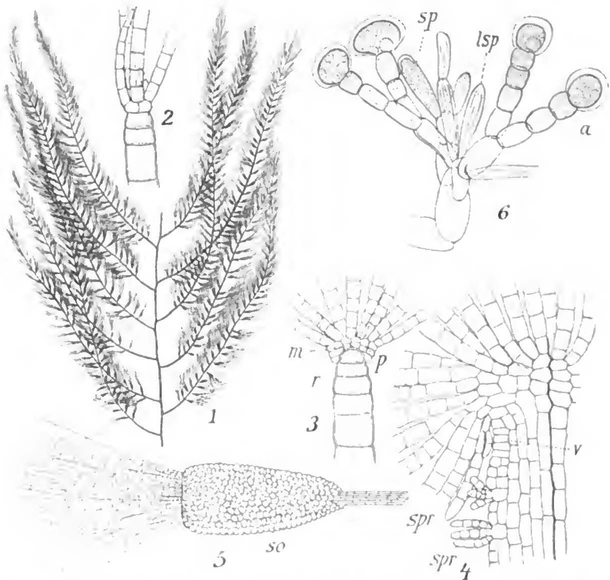


Fig. 240. *1 Sporochnus pedunculatus.* Habitus. Orig. *2, 3* Keimlinge von dems. Orig. BERTHOLD. *m* mittlere, *p* periphere Zellen der Parenchymscheibe. *r* Berindungsfäden. *4* Sproßende von dems. im Längsschnitt. Die dunkle Linie zeigt die Längsachse des Ganzen an. *v* Vegetationszone. *spr* junge Seitensprosse. Orig. BERTHOLD. *5* Kurztrieb mit Sorus (*so*) von dems. n. JOHNSON. *6* Assimilatoren mit unilok. Sporangien. *a* Assimilationsfaden. Orig. BERTHOLD. *sp.* Sporangien. *lsp.* leere Sporangien.

ausgestalten) werden unterhalb des interkalaren Vegetationspunktes angelegt durch Auswachsen einer Rindenzelle, welche dann rasch ein Haarbüschel bildet. Wie dies geschieht, darüber belehren uns die von BERTHOLD

entdeckten Keimpflanzen, die sich im wesentlichen entwickeln wie jene Seitentriebe.

Die jüngsten Exemplare zeigten einen aufrechten, aus großen zylindrischen Zellen bestehenden Faden (Fig. 240,*2*), der sich einzeln aus einer Sohle von üblicher Form erhob. · Auf dem Scheitel trug er zwei oder vier, offenbar durch Längsteilung der Spitzenzelle gebildete Zellchen, welche ihrerseits fünf verschieden großen und verschieden alten Fäden den Ursprung gaben (Fig. 240, *2*). Der das Büschel produzierende Zellkomplex teilt sich späterhin radial, tangential und auch quer (Fig. 240, *3*); er gibt durch die Vergrößerung die Möglichkeit für die Entstehung weiterer Haare, die sich an die älteren anschließen. Solches Wachstum dauert an, bis ein dichtes Büschel erzielt ist, dann hört die Verbreiterung des Ganzen und im wesentlichen auch die Bildung von Haaren auf. Letztere sind in der Jugend überall durch Querwände teilungsfähig, später aber findet sich an ihrer Basis ein wenigzelliger, interkalarer Vegetationspunkt, der wohl die event. absterbenden Enden regenerieren kann, aber für das Längenwachstum des Sprosses nichts zu bedeuten hat.

Während der eben geschilderten Veränderungen behält die fadenbildende Zellgruppe nicht die in Fig. 240, *3* gezeichnete Form, man beobachtet vielmehr, daß die Mittelzellen (*m*) sich nur strecken und wenige Querteilungen erfahren, daß dagegen die peripheren Elemente häufiger geteilt werden, demnach kürzer bleiben. Damit ist die Gewebeanordnung angebahnt, die wir schon schilderten (vgl. Fig. 240, *4*), und wenn jetzt noch die oben unter dem Schopf gelegenen Zellen meristematisch bleiben, während die anderen in einen relativen Dauerzustand übergehen, so ist das Bild, welches Fig. 240, *4* bietet, vollends erreicht.

Wir haben schließlich noch über das Schicksal des primären Fadens zu berichten. Schon in Fig. 240, *3* sieht man, daß die peripheren Zellen der Scheibe (bei *r*) nach abwärts kurze Fortsätze entsenden. Das sind die Anfänge von Berindungsfäden, welche die Achse einhüllen, etwa so, wie das Fig. 241 für Nereia andeutet.

Dieser Hinweis läßt schon erraten, daß Nereia (Fig. 241) in allem Wichtigen sich an Sporochnus anschließt. Die Keimpflanzen beider Gattungen gleichen sich, wie ersichtlich, ganz erheblich, und die Seitensprosse entstehen bei Nereia in ganz ähnlicher Weise wie bei Sporochnus.

Auch hier entsendet die Rinde (*r* Fig. 241, *3*) einen seitlichen Faden (*a'*), aus dessen Basis entwickelt sich ein zweiter (*a''*), und dieser Prozeß wiederholt sich (bei *a'''* usw.) sowohl an den primären wie an den sekundären usw. Fadenreihen (Fig. 241, *4*). So resultiert also auch hier ein Haarschopf, nur mit dem Unterschiede, daß derselbe nicht einer festen Scheibe aufsitzt. Doch ist darin wohl ein prinzipieller Unterschied von Sporochnus nicht zu erblicken. BERTHOLD betont mit Recht, daß man sich den Übergang von einem zum anderen Falle ohne Schwierigkeit vorstellen könne.

Weitere Daten über das Wachstum von Nereia stehen nicht zur Verfügung, jedenfalls liegt aber die Zuwachszone der älteren Sprosse ganz ähnlich wie bei Sporochnus. Ich vermute, die anderen oben erwähnten Gattungen schließen sich an.

Zu betonen aber ist noch, daß die Rinde der Nereia nicht einfach parenchymatisch ist, wie diejenige des Sporochnus, es wachsen vielmehr die peripheren Elemente derselben zu wenigzelligen Assimilatoren heran, welche denen von Eudesme gleichen und mit einer großen Endzelle abschließen. Letztere können in jungen Pflanzenteilen fest zusammengepreßt sein.

Als Fortpflanzungsorgane kennt man unilokuläre Sporangien. Solche sitzen wohl bei allen Gattungen unter Bevorzugung der Basis seitlich an den Assimilatoren, so wie das Fig. 240, *6* für Carpomitra angibt. Ihre Träger sind zu Sori vereinigt, die meist bestimmte Thallusstellen einnehmen; besonders bekannt ist, daß bei Sporochnus und Carpomitra die Enden der Kurztriebe (Fig. 240, *5*, *so*) von einem Sorus rings umschlossen werden. Dadurch erscheinen sie keulig usw. Für Nereia gibt Berthold Sori an den kurzen papillenförmigen Seitenästen an, und für Bellotia u. a. weiß man, daß die Sori breit-bindenartig die Langtriebe umfassen.

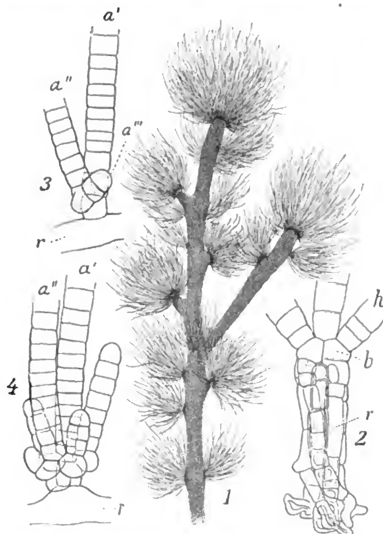


Fig. 241. *Nereia Montagnei.* *1* Sproßstück, schwach vergr. Orig. *2* Keimling. Orig. Berthold. *h* „Haare“. *b* Basalzelle ders. *r* Berindungsfäden. *3*, *4* junge Seitensprosse. Orig. Berthold. *a' a''* usw. Assimilatoren („Haare“) verschied. Ordnung. *r* Rindenzelle.

Nach den vorliegenden Daten sind weder Berthold noch andere Autoren darüber in Zweifel, daß eine Verwandtschaft zwischen Eudesme einerseits und den Sporochniden andererseits bestehe. Man braucht nur anzunehmen, wie unser Autor betont, daß die Fäden, welche wir am Vegetationspunkt der Castagnea seitlich entstehen sahen, sich nicht mehr so voneinander lösen, wie das oben (S. 377) beschrieben wurde, und man erhält die Büschel einer Nereia usw., in welchen vermöge des festen Zusammenhaltes nur noch eine Vermehrung an der Peripherie möglich ist.

Literatur.

Agardh, J. G., Till Algernes Systematik. Lund's Univ. Års-Skrift 1880/81. **17.** Nr. 4.

Areschoug, J. E., Observationes phycologicae III. Nova acta Upsaliens. 1876—79. ser. 3. **10.** Nr. 1.

Barton, S. E., On the structure and development of Soranthera Post. and Rup. Journ. Linnean soc. Bot. 1898. **33.** p. 479.

—— On the fruit of Chnoospora fastigiata J. Ag. Das. **33.** 503

Batters, E. A., On the necessity for removing Ect. secundus Kütz. to a new genus. Grevillea 1893.

Bornet, Ed., Note sur quelques Ectocarpus. Bull. soc. Bot. de France 1891. **38.** p. 353.

BORNET, ED., Note sur l'Ectocarpus fulvescens Thuret. Revue général de botanique 1889. **1.**
— Les algues de Shonsboe. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1892. **28.** p. 164.
BUFFHAM, T. H., The plurilocular zoosporangia of Asperococcus bullosus and Myriotrichia clavaeformis. Journ. of bot. 1891. **29.** p. 321.
FALKENBERG, P., Üb. Discosporangium, ein neues Phaeosporeen-Genus. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1878. **1.** p. 54.
— Algen im weitesten Sinne. Schenk's Handb. d. Bot. **2.**
FARLOW, The marine algae of New-England. 1880.
GOBI, Chr., Üb. einen Wachstumsmodus des Thallus der Phaeosporeen. Botan. Ztg. 1877. **35.**
GOEBEL, R., Zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Bot. Ztg. 1878. **36.** p. 177.
— Die Brauntange des finnischen Meerbusens. Mém. de l'Ac. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1874. 7 sér. **21.** Nr. 9.
GRAN, H. H., Algevegetationen i Tønsbergfjorden. Christiania Vidensk. Selskabs Forhandlingar 1893. Nr. 7.
JANCZEWSKI, E. de, Obs. sur l'accroissement du Thalle des Phéosporées. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1875. **19.** p. 97.
JÖNSSEN, B., Zur Kenntnis des Baues u. d. Entwickelung des Thallus bei den Desmarestieen. Lund's Universitets Årskrift 1901. **37.** 2. Nr. 6.
JOHNSON, Th., Observations on Phaeozoosporeae. Ann. of bot. 1891. **5.** p. 135.
— Pogotrichum hibernicum n. sp. Sc. Proc. of the royal Dublin soc. 1893. **8.** p. 1.
KJELLMAN, F. R., Om Fucoidéslägtet Myelophycus Kjellm. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bihang. 1893. **18,** 3. Nr. 9.
— En för Skandinaviens flora ny Fucoidé: Sorocarpus uvaeformis Pringsh. Bot. Not. 1891. p. 177.
— Undersökning af några til slägtet Adenocystis (Hook fil. et Harv.) hänförda alger. Svenska Vet. Akad. Bihang 1889. **15,** 3. Nr. 2—3.
— Phaeophyceae (Fucoideae) in Engler-Prantl. natürl. Pfl.-Familien I, 2.
— Handbok i Skandinaviens Hafsalgflora. I Fucoideae Stockholm 1890.
— The algae of the arctic sea. Kgl. svenska Vetensk. Akad. Handlingar 1883. **20.** Nr. 5.
— Beringhafvets Algflora das. 1889. **23.** Nr. 8.
KLEBAHN, H., Beobachtungen über Pleurocladia lacustris A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 93.
KUCKUCK, P., Beiträge z. Kenntnis der Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Botan. Zentralbl. 1891. **48.** p. 1.
— Üb. einige neue Phaeosporeen der westlichen Ostsee. Bot. Ztg. 1895. **53.** p. 175.
— Bemerkungen z. marinen Algenvegetation v. Helgoland I. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. **1.**
— Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland II. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **2.**
— Beitr. z. Kenntnis d. Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **2.**
— Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **3.** p. 13–83.
MITCHELL, M. O. and F. G. WHITTING, On Splachnidium rugosum Grev. usw. Phycological Memoirs 1892. **1.** p. 1—9.
— On the structure of Hydroclathrus Bory. Phycol. Memoirs 1893. Pt. 2. p. 53.
MURBECK, Sv., Über den Bau und die Entwickelung von Dictyosiphon foeniculaceus (Huds.) Grev. Videnskabsselsk. skr. math. naturvid. kl. Christiania 1900. Nr. 7.
MURRAY, G., On Cladothele Hook. f. et Harvey (Stictyosiphon Kütz). Journ. of bot. 1891. **29.** p. 193.
— On the Cryptostomata of Adenocystis, Alaria and Saccorrhiza. Phycol. Memoirs 1893. **2.** Nr. 10.
— Introduction to the study of seaweeds. London 1895.
PRINGSHEIM, N., Beitr. z. Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. Berliner Akad. 1861.
REINKE, Üb. die Entwickelung von Phyllitis, Scytosiphon u. Asperococcus. Pringsh. Jahrb. **11.** p. 262.
— Algenflora der westl. Ostsee deutschen Anteils. Ber. d. Komm. z. Erf. deutscher Meere in Kiel 1888.
— Atlas deutscher Meeresalgen. Kiel 1889—92.
— Lehrb. der Botanik. Berlin 1880.

ROSENVINGE, L. K., Grønlands Hafalger. I. Meddelelser om Grönland 1895. **3.** auch unter dem Titel: Algues marines du Groenland. Ann. des sc. nat. 1893.
—— Deuxième mém. sur les algues marines du Grœnland. Meddelelser om Grønland 1898. **20.**
SAUVAGEAU, C., Note sur l'Ectocarpus Battersii Bornet. Journ. de bot. 1894. **8.**
—— Note sur l'Ectocarpus pusillus Griff. das. 1895. **9.**
—— Note sur l'Ectocarpus tomentosus Lyngb. Journ. de bot. 1895. **9.**
—— Sur les sporanges pluriloculaires de l'Asperococcus compressus. Journ. de bot. 1895.
—— Sur le Strepsithalia, nouveau genre de Phéosporées. Journ. de bot. 1896. **10.**
—— Sur la membrane de l'Ectocarpus fulvescens. Journ de bot. 1896. **10.**
—— Sur quelques Myrionémacées. Ann. des sc. nat. bot. 1898. 8 sér. **5.**
SCHMITZ, Fr., Kleinere Beitr. z. Kenntnis der Florideen. La nuova Notarisia 1894. Ser. 5. (Castagnea.)
Söderström, E., Über d. anat. Bau von Desmarestia aculeata Lam. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1889. **14,** 3 Nr. 3.
SVEDELIUS, N., Microspongium gelatinosum Rke. en för svenska floran ny Fucoidé. Botaniska Notiser 1899.
THURET ET BORNET, Études phycologiques. Paris 1878.
WILLE, N., Über Pleurocladia lacustris A. Br. u. deren systemat. Stellung. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 106.

2. Cutleriaceae.

Zanardinia. Unsere Familie besitzt nur zwei Gattungen, Zanardinia und Cutleria. Erstere ist die einfachere und wir beginnen deshalb mit ihr. Es handelt sich um lederig-scheibenförmige Gebilde (Fig. 242, *1*) von einigen Zentimetern Durchmesser, welche mit einem ganz kurzen Stiel dem Substrat oder älteren Individuen der gleichen Gattung aufsitzen.

REINKE und SAUVAGEAU haben uns in erster Linie über die Entwickelungsgeschichte orientiert.

Mit Ausnahme der ältesten Exemplare sind alle Scheiben von Zanardinia collaris an ihrem Rande (Fig. 242, *1*) mit Fransen versehen, und das Mikroskop zeigt, daß sich dieser letztere an der ganzen Peripherie in monosiphone, mit Chromatophoren reichlich versehene Fäden auflöst. Nahe der Basis eines jeden Fadens, aber immer noch in dessen freiem Teil, liegt ein besonders bei der Betrachtung von oben (Fig. 242, *3*) leicht erkennbarer interkalarer Vegetationspunkt, durch dessen Tätigkeit nach außen Material für die Wimpern nachgeschoben wird, während nach innen die Elemente des festen Thallusgewebes vermehrt werden. Die einwärts abgegliederten Querscheiben teilen sich längs und quer, die entstandenen Zellen wachsen in tangentialer Richtung und schließen dadurch in einiger Entfernung von der meristematischen Kante fest zusammen.

Für das Randwachstum der Scheibe genügt dieser Prozeß aber allein nicht, es werden vielmehr bei Vergrößerung des Umfanges neue Randfäden eingeschoben (Fig. 242, *3*), welche, wie auch bei vielen Ectocarpeen, in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes (hypomeristematisch) entspringen.

Ein radialer Schnitt durch den Rand der älteren Zanardinia-Scheibe zeigt nach SAUVAGEAU (Fig. 242, *4*) zwei Lagen von Zellen resp. zwei Randfäden übereinander (nicht drei bis vier, wie REINKE angegeben hatte), deren Teilungsprodukte noch weit in das feste Gewebe hinein gesondert erkennbar sind. Erst ziemlich weit vom Thallusrande entfernt verschwinden die Grenzen zwischen Zellen verschiedener Abkunft. SAUVAGEAU hebt hervor, daß die radialen Reihen anfänglich durch Pectinschleime getrennt sind,

welche später schwinden resp. in dem Maße komprimiert werden, als die Zellen sich polyedrisch gegeneinander pressen und damit ein einheitliches Gewebe herstellen. Auf solchen Stufen läßt sich dann natürlich die Herkunft der einzelnen Zellen nicht mehr ersehen. Die ursprünglichen Reihen sind verwischt.

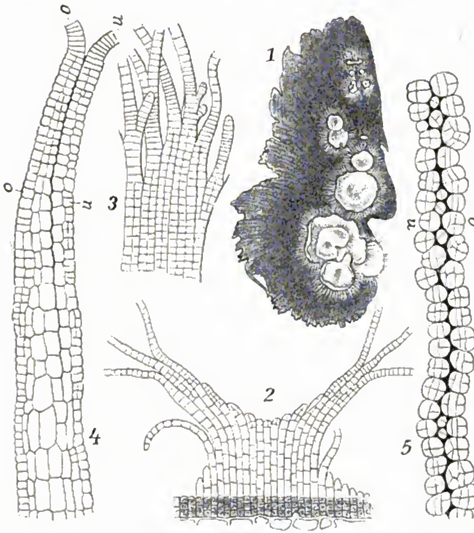


Fig. 242. *Zanardinia collaris.* *1* junge Scheiben auf einem älteren Thallus n. REINKE. *2* erste Anlage eines Scheibchens n. dems. *3* Rand einer wachsenden Scheibe von oben gesehen n. FALKENBERG. *4* Radialschnitt durch den Scheibenrand n. SAUVAGEAU. *5* Tangentialschnitt durch denselben n. SAUVAGEAU. *o* obere, *u* untere Zellreihe.

Die Teilungen im einzelnen weiter zu verfolgen, erscheint unter Hinweis auf SAUVAGEAU hier unnötig, nur sei erwähnt, daß die in den horizontal gedachten Scheiben oben liegenden Randfäden mehr zum Aufbau des Gesamtgewebes beitragen als die unteren (Fig. 242, *4*, *5*). Schließlich resultiert ein mittleres wenig gefärbtes Parenchym, nach unten schließt an dieses eine engere subcorticale und eine noch kleinzelligere kortikale Schicht. Analoge Lagen finden sich oben, doch ist in der oberen Rinde eine ausgesprochene Neigung zu weiteren Teilungen und damit zur Vermehrung der kleinen assimilierenden Zellen gegeben. — Auf der Oberseite des Thallus entspringen vereinzelte farblose Haare, auf der Unterseite Rhizoiden.

Im Herbst sistieren die Scheiben der Zanardinia (bei Neapel) ihr Wachstum, die Wimpern schwinden und es resultieren unregelmäßig umgrenzte, unansehnliche Lappen, die man für abgestorben halten möchte. Das ist

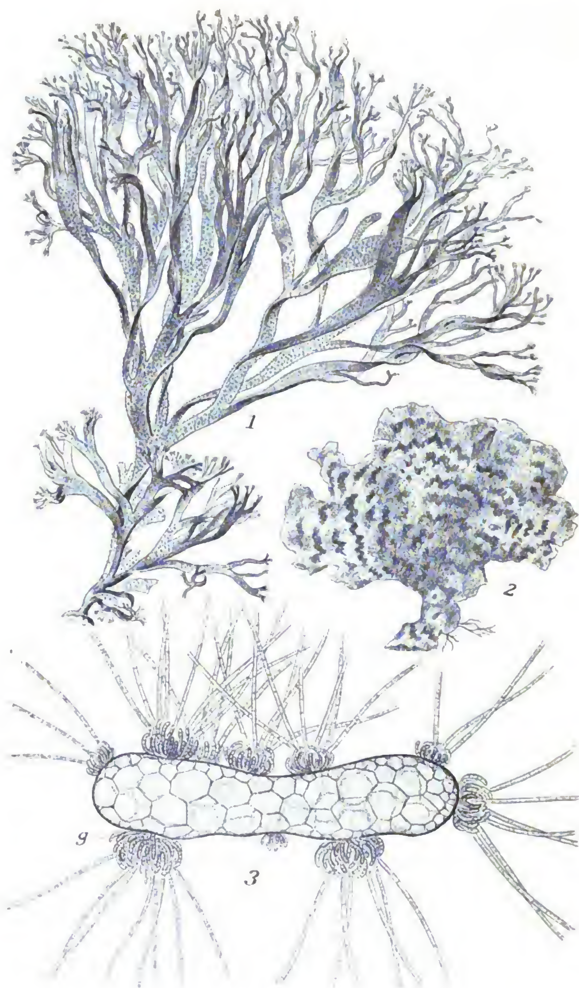


Fig. 243 n. THURET u. JANCZEWSKI. *1 Cutleria multifida.* 2 *Cutleria adspersa.* 3 Querschnitt des Thallus von *Cutl. multifida* mit Gametangien (*g*).

aber nicht der Fall. Im Januar sprossen nach REINKE aus ihnen neue Scheiben in ziemlicher Anzahl hervor (Fig. 242, *1*). Den Anfang derselben bildet ein aus der Rinde aufsprossendes Fadenbüschel, welches bald, dicht zusammenschließend, die Form von Peziza-Becherchen annimmt (Fig. 242, *2*). Da nur die Randfäden dieses Bechers interkalare Vegetationspunkte erhalten, resultiert sehr bald eine Scheibe mit dem oben geschilderten Wachstum.

Die unilokulären Sporangien der Zanardinia bedecken fast die ganze Oberfläche eines erwachsenen Thallus, meist in großen unregelmäßig umgrenzten Flecken. Sie entstehen durch Verlängerung der äußersten Rindenschicht nach oben hin und öffnen sich am Scheitel mit einem ziemlich scharf umschriebenen Loch.

Die plurilokulären Sporangien (Gametangien) sind stets auf anderen Individuen zu finden als die unilokulären. Sie erheben sich auf wenigzelligen Stielen ebenfalls aus der äußersten Kortikalschicht; die größeren weiblichen stehen einzeln, die kleineren männlichen zu mehreren auf einem Stiel.

Geschlechtliche und ungeschlechtliche Individuen sind bei Zanardinia weder in der Form noch in der Entwickelung verschieden; das ist nun aber ganz anders bei Cutleria, hier weichen dieselben so weit von einander *Cutleria.* ab, daß man sie zeitweilig in ganz verschiedene Gattungen brachte, wie einst Aspergillus und Eurotium. Ein altes „Genus incertae sedis", die Aglaozonia, trägt die Zoosporangien (unilokulären Spor.), während die ursprüngliche Cutleria die Gametangien führt. Aglaozonia (Fig. 245) stellt zentimeter- bis handgroße Krusten von derber Beschaffenheit dar, welche die Sporangien naturgemäß auf der Oberseite tragen (Fig. 245, *5*), Cutleria dagegen präsentiert sich in der C. multifida als fast buschig-dichotom in einer Ebene verzweigte Form (Fig. 243, *1*), in der Cutl. adspersa aber als halb aufgerichtete Scheibe (Fig. 243, *2*), welche dem Substrat einseitig mit kurzem Fußstück aufsitzt.

Die Lappen der Cutl. adspersa tragen am vorderen aufgerichteten und verbreiterten Ende dieselben Fransen wie Zanardinia, und wie bei dieser finden wir zwei Schichten solcher Fäden, welche in der oben geschilderten Weise zentrales und Rindengewebe liefern. Für Cutl. multifida gilt dasselbe, der ganze Thallus ist nichts anderes als eine regelmäßig zerteilte Platte. Die Zerteilung kommt dadurch zustande, daß von Zeit zu Zeit und in gewissen Abständen die seitliche Verwachsung benachbarter Zell- resp. Fadengruppen unterbleibt. Das kann man Dichotomie nennen, wenn man will.

Die Sexualorgane der Cutleria (die plurilok. Sporangien) stehen (Fig. 243, *3*) an haarähnlichen, verzweigten Fäden, welche büschelweise aus der Außenrinde hervorbrechen. Die bald kleinen, bald größeren Büschel verleihen den betreffenden Pflanzen ein gesprenkeltes oder gescheektes Aussehen. Die Tupfen und Flecke (Sori) erscheinen hellgelb, wenn es sich um männliche, tiefbraun, wenn es sich um weibliche Exemplare handelt. Beiderlei Geschlechter werden kaum irgendwo auf dem gleichen Individuum gefunden.

Betrachten wir nun die Keimung der Schwärmer und Zygoten, so beginnen wir am besten mit den Zoosporen, die, wie wir sahen, der Aglaozonia entstammen. Die Entwickelung dieser beginnt mit der Bildung eines einfachen Fadens (Fig. 244, *1*), welcher an der Basis den Charakter eines Rhizoides annimmt, während er sich in den oberen Regionen aufrichtet und assimilatorisch tätig wird. Das Rhizoid verzweigt sich und heftet das Ganze wenigstens provisorisch fest, der aufrechte Faden (*a* Fig. 244, *1*) aber

entwickelt eine basale Bildungszone (*iv*), aus welcher hypomeristematisch neue Seitenäste hervorbrechen (*a'*), die sich ihrerseits wiederum in gleicher Weise verzweigen. Für C. adspersa weiß man durch SAUVAGEAU, daß

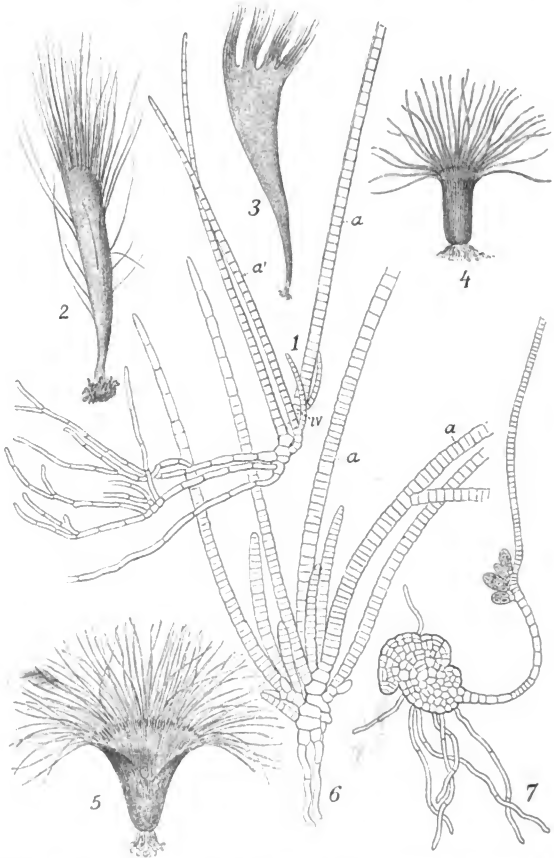


Fig. 244 n. KUCKUCK u. SAUVAGEAU. *1—3* Jugendstadien von *Cutleria multifida*. *4—6* dies. von *Cutleria adspersa*. *7 Cutleria multifida*; „Aglaozonia"-Scheibe mit Zoosporangien.

das so entstandene anfangs lockere Astbüschel (Fig. 244, *6*) durch ständige Vermehrung seiner Komponenten und festen Zusammenschluß der hypomeristematischen Teile zu einem kurzen Kegel oder Zylinder wird, den natürlich freie Fäden krönen (Fig. 244, *4*).

Das konisch-zylindrische Organ, das mit SAUVAGEAU Träger (support) genannt werden mag, kann als solches trichothallisch etwas in die Länge wachsen, früher oder später aber weichen die freien Wimpern im Zentrum auseinander, biegen sich nach auswärts, und nun entsteht ein Trichter, welcher sich an seinem Rande ständig erweitert (Fig. 244, *5*). Späterhin wird er durch einen oder wenige Längsrisse gespalten, es entstehen Flächen von dreiseitigem Umriß, welche sich an ihrer Basis durch Rhizoiden sekundär festheften. Der Träger tritt dann ganz zurück, und damit ist im wesentlichen die Lappenform gegeben, die auch noch an den ältesten Exemplaren beobachtet wird (Fig. 243, *2*).

Es mag noch erwähnt werden, daß die jugendlichen Träger nur gleichartige, parallel verlaufende Fäden enthalten, welche man durch Druck trennen kann, erst spät werden sie fester verklebt un dbilden, wie auch der Trichter, eine kleinzellige Rindenschicht.

Die Jugendstadien der C. adspersa erinnern zweifellos an die „Pezizen" der Zanardinia. Freilich weichen die Angaben SAUVAGEAU's und REINKE's in Einzelheiten ab. Das ist kaum zu verwundern, da der eine Keimpflanzen, der andere Adventivbildungen untersuchte. Aber die Ähnlichkeit ist doch derart, daß man, vorbehaltlich eingehender Untersuchung, zu der Vermutung geführt wird, die Keimlinge der Zanardinia und der Cutl. adspersa könnten sich ziemlich gleichartig entwickeln.

Für Cutl. multifida geht aus KUCKUCK's Abbildungen hervor, daß auch dort ein Körper gebildet wird (Fig. 244, *2*), welcher mit dem Träger der C. adspersa eine große Ähnlichkeit hat, doch wird kein Trichter entwickelt, sondern es beginnt direkt, soweit ich sehe, eine Verbreiterung, welcher die charakteristischen Spaltungen des Scheitels (Fig. 244, *3*) alsbald folgen.

Die Produkte der Cutlerien, die Zygoten oder Parthenosporen, bilden *Aglaozonia.* (gleichmäßig bei beiden Arten) in der Keimung einen kurzen aufrechten Faden mit einem oder mehreren Rhizoiden an der Basis. Der anfänglich monosiphone Faden wird bald (Fig. 245. *1*, *2*) durch Längs- und Querwände zu einem keulenförmigen Gewebekörper, den wir das Säulchen nennen (Fig. 245, *1*). Dieses trägt bei C. multifida meistens keine Haare, bei C. adspersa aber entwickelt es solche sowohl an der Spitze als auch seitlich (Fig. 245, *2*).

Das Säulchen wächst nicht erheblich in die Länge und Breite; statt dessen beginnen an seiner Basis (Fig. 245, *1*) meist dort, wo die Rhizoiden ansetzen, in einzelnen Zellen Teilungen, und, indem diese fortschreiten, kommt es rasch zur Bildung eines Scheibchens, welches dem Substrat fest aufliegt und, an dieses angeschmiegt, weiter wächst. Die Scheibe zeigt das für solche Fälle bekannte Randwachstum (Fig. 245, *2*) (vgl. Coleochaete, Ascocyclus usw.) und wird mit dessen Hilfe zu einem großen, häufig gelappten Körper (Fig. 245, *3*), an welchem das Säulchen noch lange sichtbar bleibt. Anfangs einschichtig wird die Aglaozonia-Scheibe durch Zellwände parallel zur Fläche mehrschichtig und läßt im wesentlichen den Bau der Zanardinia-Scheiben wiedererkennen, obwohl die Differenzierung in den Geweben nicht ganz soweit geht wie dort (Fig. 245, *4*, *5*). Von der Unterseite entspringen zahlreiche Rhizoiden, auf der Oberseite entstehen Haarbüschel (Fig. 245, *4*, *5*), welche etwas in das Gewebe eingesenkt erscheinen.

Sie bilden sich nach SAUVAGEAU dadurch, daß Rindenzellen sich seitlich isolieren und dann auswachsen.

Die Kortikalzellen produzieren später durch Auswachsen die unilokulären Sporangien (Fig. 245, *5*).

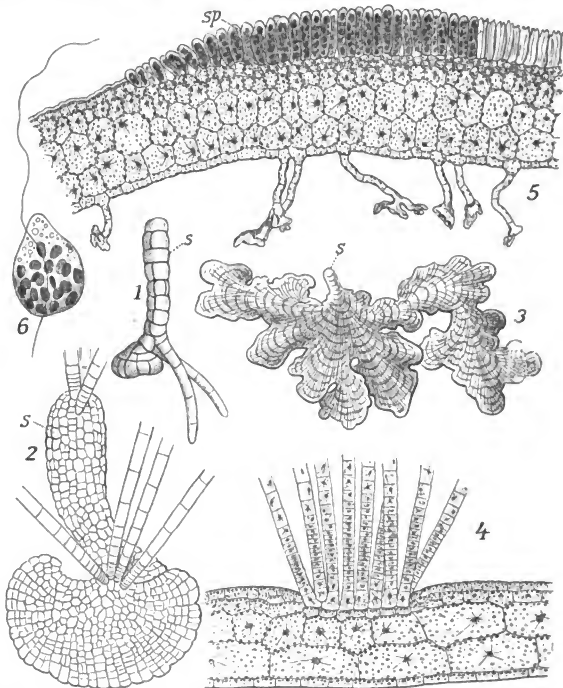


Fig. 245 n. FALKENBERG, KUCKUCK u. SAUVAGEAU. *1* Keimling des *Aglaozonia*-Stadiums von *Cutleria multifida*. *2* ders. von *Cutleria adspsea*. *3* älteres *Aglaozonia*-Stadium von *Cutl. multifida*. *4* Querschnitt durch ein solches, mit Haargrube. *5* dass. mit Zoosporangien. *6* Zoospore. *s* Säulchen. *sp* Sporangien.

Generationswechsel. Wir haben zunächst etwas dogmatisch das wichtigste über Aglaozonia-Cutleria berichtet, deshalb sei jetzt darauf hingewiesen, daß außer älteren Forschern besonders THURET, REINKE und JANCZEWSKI den Aufbau und die Fortpflanzung der Cutlerien mit Erfolg studiert haben. Aglaozonia hat, wie schon angedeutet, lange ein verborgenes Dasein in den Floren geführt.

Daß beide Dinge zusammengehören, erkannte zuerst FALKENBERG, nachdem schon REINKE die Vermutung ausgesprochen, daß die Cutleria eine ungeschlechtliche, anders geformte Generation haben müsse. Er sprach aber fälschlich Desmotrichum als solche an. FALKENBERG erzog die Aglaozonia aus Oosporen der Cutleria, eine kleine Lücke blieb bei ihm insofern, als er keine Sporangien erhalten konnte. Hier lieferten CHURCH und KUCKUCK die nötige Ergänzung, sie gelangten außerdem von den Zoosporen der Aglaozonia durch Kultur zur Cutleria. Das alles betraf Cutl. multifida und die zugehörige Aglaozonia parvula. SAUVAGEAU wies dann den Zusammenhang von Cutl. adspersa und Agl. melanoidea nach und gab zahlreiche entwickelungsgeschichtliche Daten.

Konsequent ist es natürlich nunmehr, die Pflanzen anders zu benennen, und man muß jetzt von einem Aglaozonia-Stadium der Cutleria sprechen und von weiter nichts. Das „Beharrungsvermögen" freilich wird wohl dafür sorgen, daß vorläufig diese Konsequenzen noch nicht ganz gezogen werden.

Nunmehr erhebt sich die Frage, in welcher Weise die beiden Stadien mit einander wechseln. Folgen sie dem Beispiel der Archegoniaten oder dem von Pilzen wie Aspergillus? Das letztere ist der Fall, doch liegen die Verhältnisse nicht so ganz einfach, und trotz der vorliegenden trefflichen Arbeiten wird in einzelnen Punkten doch wohl weitere Untersuchung erforderlich sein. Bis heute weiß man Folgendes.

1. FALKENBERG und CHURCH erhielten aus teils befruchteten, teils unbefruchteten Eiern der Cutleria multifida, SAUVAGEAU aus Eiern der C. adspersa in den Kulturen das, was SAUVAGEAU als „Form FALKENBERG" bezeichnet — das Säulchen und an deren Fuß die Aglaozonia.

2. KUCKUCK erzielte in der Kultur aus Aglaozonia-Zoosporen direkt Cutleria multifida.

3. Aber CHURCH wie KUCKUCK beobachteten daneben Zwergcutlerien, d. h. es wurde kein Gewebekörper gebildet, sondern es entstanden nur Fäden, welche meist einfach oder, seltener, wenig verzweigt waren. In einzelnen Fällen trugen diese Fäden (KUCKUCK's var. confervoidea) Antheridien oder Oogonien. Fast immer aber entwickelten sie an der Basis (Fig. 244, *7*) genau so wie die Säulchen Scheiben, die zu großen Aglaozonien heranwuchsen („Form CHURCH" nach SAUVAGEAU). Daß aber nicht bloß diese Fadenform, sondern auch etwas ältere zur Erzeugung von Aglaozonien schreiten können, dürfte aus einer Bemerkung von GRAN hervorgehen, wonach kleine Cutlerien, die bereits festes Gewebe entwickelt hatten, an ihrer Basis Scheiben erzeugten.

4. Nach dem Vorhergehenden würde man immerhin einen regelrechten Wechsel zwischen Cutlerien und Aglaozonien annehmen können, mit der Maßgabe freilich, daß aus den Cutlerien auch sekundäre Aglaozonien hervorsprossen können; allein es sind besonders von SAUVAGEAU Fälle beobachtet, welche wohl als Übergangsformen zwischen einer jungen Cutleria und einem Aglaozonia-Säulchen aufgefaßt werden müssen. Dazu kommt aber weiter, daß schon THURET aus Parthenosporen von C. multifida direkt Fäden erzog, welche mit einer jungen Aglaozonia-Säule keinerlei Ähnlichkeit hatten, sie glichen vielmehr den Keimlingen, wie sie KUCKUCK aus Zoosporen erhalten hatte (Fig. 244, *1*). SAUVAGEAU fand jene „Form THURET" im Freien wieder, sie konnte nur aus Cutleria-Oo- oder Parthenosporen erwachsen sein und er wies weiterhin nach, daß solche Stadien zu den kreiselförmigen Trägern der Cutl. adspersa werden. Danach ist kein Zweifel, daß eine Cutleria direkt wieder zu einer Cutleria werden kann.

Als Resultat aus dem oben gesagten ergibt sich, daß bei den Cutlerien so ziemlich aus „allem alles“ werden kann, und natürlich fragt man nun nach den Faktoren, die event. die eine oder andere Form der Fortpflanzung auslösen.

Sauvageau vermutet, daß befruchtete und unbefruchtete Gameten event. verschiedene Produkte liefern könnten, indes ist das nicht erwiesen, und die meisten Forscher machen denn auch die Außenwelt mit Temperatur, Licht usw. für das verantwortlich, was wir hier besprechen. Allein präzis herausgeschält sind die im Einzelfall wirkenden Ursachen nicht. Die Sache ist u. a. deswegen schwierig, weil in den Kulturen (Kuckuck) oft nebeneinander Aglaozonien und Cutlerien aus demselben Aussaatmaterial erwachsen.

Daß aber die Außenwelt bestimmend in den Entwickelungsgang unserer Algen eingreifen muß, ergibt sich aus den verschiedenen Entwickelungszeiten der Aglaozonien und Cutlerien, sowie aus dem Umstande, daß die Verbreitungsgebiete beider nicht koinzidieren.

Aglaozonia ist zweifellos das resistentere Stadium. Die Krustenform der Cutl. multifida (d. h. die Aglaozonia parvula) perenniert an den Küsten des Mittelmeeres, der Nordsee, Atlantic usw., doch sind die Zeiten der Sporangienbildung sehr verschieden, z. B. entwickeln sich die Zoosporen bei Neapel im Spätherbst, an den englischen Küsten im März—April, bei Helgoland im Juli—August und im allgemeinen ist Aglaozonia im Mittelmeer die Sommer-, an der englischen Küste die Winterform; das bedeutet freilich, daß sie in beiden Fällen die ungünstige Zeit überdauert (vgl. Kapitel Überwinterung). Im Gegensatz dazu ist Cutleria multifida bei Plymouth die Sommer- (Juli), bei Neapel dagegen die Winterform (Dez.-April), welche in beiden Fällen eine relativ kurze Entwickelungszeit hat. Die Situation kehrt sich also offenbar auf Grund klimatischer Verhältnisse in verschiedenen Meeren völlig um. Aber das auffallendste ist nun, daß im Norden die Cutleria sehr stark zurückgeht, bei Helgoland wird sie nur ganz vereinzelt gefunden und ist oft vergebens gesucht worden, ebenso an den norwegischen und schottischen Küsten, wo überall die Aglaozonia parvula sehr reichlich auftritt. In allen diesen Gegenden muß also die Vermehrung der Aglaozonien auseinander eine sehr ausgiebige und zweifellos die vorherrschende sein.

Cutleria adspersa ist in weiten Regionen des Mittelmeeres vorhanden, sie greift an die spanischen und französischen Küsten des atlantischen Ozeans über. Die zugehörige Agl. melanoidea wurde bislang reichlich nur von Sauvageau an den letztgenannten Orten gefunden, sie kommt aber auch bei Tanger usw. vor. Bei Neapel wurde sie bislang nicht beobachtet; Sauvageau nimmt deshalb an, daß die Cutleria adspersa sich dort stets als solche durch Gameten vermehre.

Von anderen Aglaozonien bliebe u. a. noch Falkenberg's Aglaozonia chilosa (im Mittelmeer) übrig. Das chi-lo-sa gilt noch heute für dieselbe, wir kennen die zugehörige Cutleria nicht. Ob eine solche heute noch existiere, läßt sich mit Sauvageau wohl diskutieren, und zwar auf Grund der Erfahrungen mit „Aglaozonia parvula“ in nordischen Meeren. Wäre Cutleria multifida im Süden ausgestorben, so würde auch in jener eine isolierte Form vorliegen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cutlerien scheinen mir nach dem, was über die Sporochniden berichtet wurde, ziemlich klar. Es wird ungefähr eine Reihe Ectocarpus-Castagnea-Nereia-Cutleria anzunehmen sein. Wir kommen darauf in dem Kapitel über Verwandtschaften zurück und bemerken nur, daß diese schon von verschiedenen Forschern vertretene

Auffassung durch einen Vergleich der Cutleriakeimlinge mit denen von Nereia usw. besonders gestützt wird.

Wie aber ist dann die zweite Generation, die Aglaozonia, aufzufassen? Auch darüber sprechen wir ausführlicher in einem späteren Kapitel. Für mich ist die Aglaozonia keine besondere Generation. Sie ist eine seitliche Neubildung am aufrechten Sproß, etwa so wie die später zu beschreibenden Scheiben der Placophora und ähnlicher Gebilde bei Florideen. Dies Organ entstand unter der Einwirkung der Außenwelt und die Zoosporangien wurden deshalb auf dasselbe verlegt, weil es sich allmählich zu dem dauerhafteren Teil der Pflanze ausgestaltete.

Das Säulchen ist danach ein reduzierter Cutleriasproß. Diese Annahme hat für mich nichts befremdliches, seit SAUVAGEAU zeigte, daß an seiner Spitze Cutleriafäden entstehen können.

Literatur.

CHURCH, A. H., Polymorphy of Cutleria multifida. Ann. of bot. 1898. **12.** p. 75.
FALKENBERG, Die Befruchtg. u. d. Generationswechsel v. Cutleria. Mitt. Zool. Stat. Neapel 1879. **1.** p. 420.
JANCZEWSKI, E. de, Études algologiques. 1. Fécondation du Cutleria adspersa. Ann. sc. nat. bot. 1883. 6 sér. **16.**
KUCKUCK, Üb. d. Generationswechsel von Cutleria multifida Grev. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. **3.**
REINKE, J., Üb. d. Wachstum und die Fortpflanzung von Zanardinia collaris Crouan. Monatsber. d. Akad. Berlin 1876. p. 565.
—— Entwickelungsgesch. Untersuch. üb. die Cutleriaceen d. Golfs von Neapel. Nova acta. Leopold. 1878. **50.** p. 59.
SAUVAGEAU, C., Les Cutleriacées et leur alternance de générations. Ann. des sc. nat. bot. 1899. 8 sér. **10.** p. 265.
—— Origin of the Thallus, Alternation of Generations and the Phylogeny of Cutleria. Bot. Gaz. **29.** p. 277—280.
THURET et BORNET, Études phycologiques 1878.

3. Sphacelariaceae.

Die Sphacelariaceen stellen oft mäßig große, buschige Gebilde vom Habitus eines mittleren Ectocarpus dar, doch kommen robustere Formen auf der einen, zierlich gefiederte oder sonst eigenartig gestaltete Sproßsysteme auf der anderen Seite nicht selten vor.

Charakteristisch für unsere Gruppe ist die große, bisweilen mit bloßem Auge sichtbare Scheitelzelle, welche jeden Zweig krönt (Fig. 246) und durch ihre Teilungen das Parenchym liefert, aus dem mit wenigen Ausnahmen die Sphacelariaceensprosse aufgebaut sind.

Die Scheitelzelle lagert oft in Mengen braune bis fast schwarze Substanzen ein, die Spitzen erscheinen deshalb oft brandig, und so entstand der Name Sphacelariaceen oder Brandalgen (σφάκελος = Brand).

Die großen Scheitelzellen, die regelmäßigen Teilungen in ihnen und in ihren Segmenten haben schon früh die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt; so sind wir denn durch ältere Forscher, besonders aber durch die Arbeiten von GEYLER, MAGNUS, PRINGSHEIM, REINKE und SAUVAGEAU sowie durch gelegentliche Beobachtungen anderer Autoren recht gut über den Aufbau der Sprosse orientiert. Die Kenntnis der Keimungsgeschichte freilich läßt fast alles zu wünschen übrig; es fehlen Kulturen.

Die Sphacelariaceen sind in allen Meeren verbreitet; sie leben mit Vorliebe epiphytisch, endophytisch oder gar parasitisch auf größeren Algen (Laminariaceen, Fucaceen usw.). Besonders die epiphytischen Formen pflegen eine relativ große und derbe Sohle zu entwickeln, die typisches Randwachstum zeigt und oft mehrschichtig wird; die Parasiten und Endophyten lösen hier wie überall ihre basalen Regionen in Einzelfäden oder doch in größere Lappen auf, die das Gewebe des Wirtes durchsetzen. Besonders charakteristische Fälle dieser Art behandeln wir im allgemeinen Teile des Buches.

Zu erwähnen ist noch, daß viele Sphacelariaceen ihre Sohlen usw. sehr weit entwickeln, ehe sie aufrechte Sprosse treiben. Das erleichtert unverkennbar die Verankerung auf dem Substrat.



Fig. 246 n. Reinke's Atlas. Spitze eines Sprosses von *Sphacelaria racemosa* Grev.

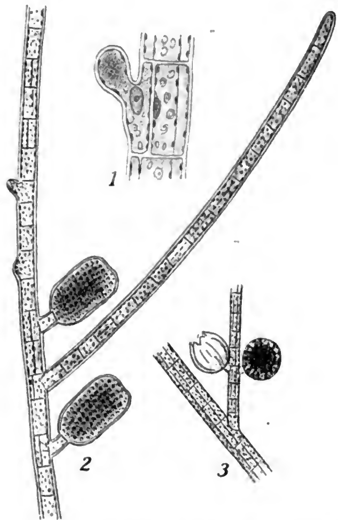


Fig. 247. *Sphacelaria cirrhosa* n. Reinke's Atlas. *1* Anlage eines Sporangiums. *2* plurilokuläre, *3* unilokuläre Sporangien.

Die Sporangien der Sphacelarien gleichen im wesentlichen denen der Ectocarpaceen, doch sind sie häufig größer; die unilokulären haben Neigung, Kugelform anzunehmen, die plurilokulären erscheinen breit zylindrisch bis kugelig (Fig. 247).

Die Zellen der Sphacelarien sind sämtlich dadurch ausgezeichnet, daß sich die älteren Teile ihrer Wände, wie REINKE fand, durch Eau de Javelle schwarz färben. Das kann als Kennzeichen für die ganze Familie betrachtet werden. Bei parasitischen Sphacelarien diffundiert die färbbare Substanz auch in das Gewebe des Wirtes. *Zellenbau.*

Das Protoplasma ist, besonders in den großen Zellen, schaumig; größere Vakuolen aber pflegen zu fehlen (Fig. 248); SWINGLE zeigte, daß in den Scheitelzellen und in den noch wenig geteilten Segmenten an der Peripherie die Waben größer sind als in den zentralen Teilen, in welchen die Masse dicht schaumig erscheint. Die groß- und kleinwabigen Regionen des Plasmas pflegen ziemlich scharf gegeneinander abgesetzt zu sein.

Inmitten des kleinwabigen Teiles liegt der naturgemäß große Kern (Fig. 248 *k*). Diesem sitzen nach SWINGLE ein oder nach der Teilung desselben zwei Centrosomen an und entsenden kinoplasmatische Strahlungen in den Raum der Zelle.

Die Chromatophoren, welche hier sehr klein, dafür um so zahlreicher sind, pflegen der äußersten Wabenschicht eingelagert zu sein, doch bilden sich namentlich in älteren Zellen auch Ansammlungen um die Zellkerne (Fig. 246).

Die plasmatischen Lamellen, welche die wabigen Räume begrenzen, schließen aber nicht bloß die Chromatophoren, sondern u. a. auch noch Physoden ein, von denen später geredet werden soll.

Als Produkte der Assimilation sind wohl fettartige Körperchen (*f* Fig. 248) anzusprechen, auf die wir ebenfalls zurückkommen (Kap. Assimilation). Diese liegen in den Scheitelzellen peripher, in den Segmentzellen aber sammeln sie sich um den Kern (Fig. 248) und häufen sich außerdem bei Teilungen desselben (die übrigens normal verlaufen) um die Zellplatte an.

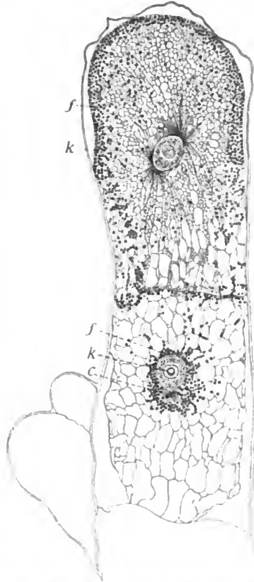


Fig. 248 n. SWINGLE. Sproßspitze von *Stypocaulon scoparium*. *f* Fettkörper. *k* Kern. *c* Centrosoma.

REINKE hat die Sphacelariaceen in Acroblastae und Hypacroblastae geteilt, je nachdem die Seitenachsen aus der Scheitelzelle direkt hervorgehen oder aus den Segmenten entspringen. Ich meinerseits ziehe es vor, drei Gruppen, die *Einteilung.*

Sphacelarieae,
Stypocauleae,
Cladostepheae

zu unterscheiden, weil ich es für besser halte, den eigenartigen Cladostephus gesondert zu behandeln, im übrigen decken sich die beiden ersten Gruppen im wesentlichen mit denjenigen REINKE's.

a. Sphacelarieae.

Die Formen der verschiedenen Sphacelariengattungen dürften am leichtesten verstanden werden, wenn man von Sphacella Reinke ausgeht
Sphacella. (Fig. 249, *1*), die SAUVAGEAU (mit Recht?) für eine Art von Sphacelaria erklärt. Die Sohle lebt endophytisch in anderen Algen. Von ihr erheben sich mäßig zahlreiche, verzweigte Fäden, welche nur aus einer einzigen Zellreihe bestehen; ganz vereinzelt setzt einmal eine Längswand ein, aber REINKE betont, das komme nicht häufiger vor als bei Ectocarpus. Die Fäden wachsen mit Hilfe einer Scheitelzelle, welche zwar scharf aus-

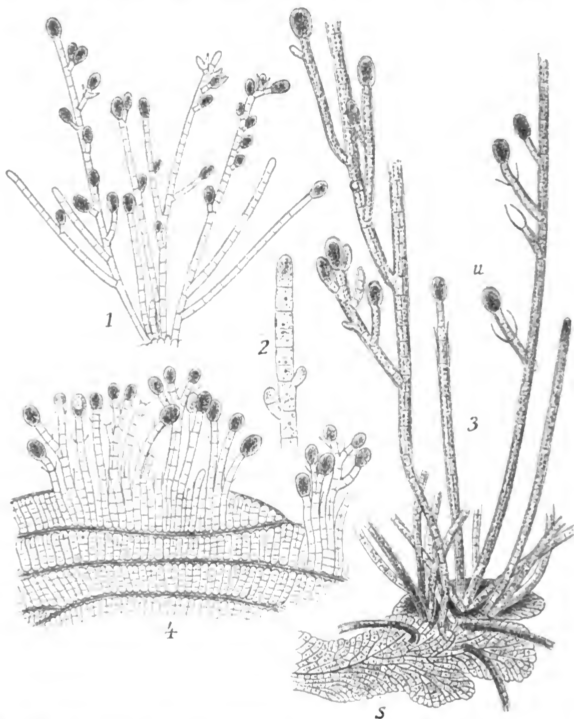


Fig. 249 n. REINKE. *1 Sphacella subtilissima;* Fäden mit unilokulären Sporangien. *2* dies.; Ende eines Fadens. *3 Sphacelaria olivacea. s* Sohle. *u* unilokul. Sporangien. *4 Battersia mirabilis;* mehrere Sohlen übereinander.

geprägt ist, aber noch nicht so hervortritt wie bei anderen Sphacelarien. Die Seitensprosse entstehen durch Vorwölbung der Wand am apikalen Ende eines Segmentes (Fig. 249, *2*).

Sphacella erscheint zunächst verwandt mit einigen parasitierenden Sphacelarien, wie Sph. pulvinata, Hystrix u. a., bei welchen die Längsteilung in den Segmenten noch eine relativ geringe ist; ähnliches gilt für die epiphytische Sphacelaria olivacea (Fig. 249, *3*). Eine Sohle von nennenswertem Umfange produziert zahlreiche aufrechte Sprosse, welche ziemlich dünn, mäßig verzweigt und auf dem Querschnitte noch aus wenigen Zellen zusammengesetzt erscheinen.

Sie leiten hinüber zur Battersia mirabilis Reinke, welche dicke, Ralfsia-ähnlich wachsende Scheiben oft in mehreren Lagen übereinander bildet (Fig. 249, *4*). Sauvageau berichtet, daß diese ungefähr so entstehen wie junge Zanardinien auf alten. Der Prozeß ist freilich weniger regelmäßig. Aus den obersten Schichten gehen Büschel kurzer Fäden mit Sporangien auf den Spitzen hervor. Die Fäden sind vielfach ohne Längsteilung. Da die Scheibe sich durch Randwachstum vergrößert, treten Scheitelzellen nur für kurze Zeit bei der Bildung von aufrechten Fädchen in Tätigkeit. *Battersia.*

Diese Zellen aber werden überhaupt nicht gefunden bei Kuckuck's Sphaceloderma helgolandicum. Die Pflanze ist auf die Sohle beschränkt. Die Sporangien sitzen derselben direkt auf. Abgesehen von der Form der unilokulären Sporangien und der Schwarzfärbung der Wände durch Eau de Javelle erinnert wenig mehr an die Sphacelarien.

Wir greifen auf Sphacelaria zurück und erwähnen Sph. radicans, eine ziemlich zarte Form, welche die untersten Seitenzweige ihrer Hauptachsen gegen das Substrat richtet. Dieselben tragen auch Sporangien und sind wohl am ersten Rhizomen vergleichbar; sie als Rhizoiden zu bezeichnen, scheint mir nicht gerade zweckmäßig. *Sphacelaria.*

Etwas größere und robustere Formen sind dann Sph. racemosa (Figur 250, *4*) u. a. Die Spezies zeigt derbere Sprosse; sie läßt gelegentlich schon Lang- und Kurztriebe erkennen und besitzt auch — vielleicht in Abhängigkeit von der Beleuchtung — bisweilen Neigung zur Verzweigung in einer Ebene.

Beide Eigenschaften sind bei Sph. plumigera (Fig. 250, *1*) völlig zur Regel geworden. Die Pflanze erzeugt immer in der gleichen Ebene Astpaare, welche zum großen Teil ein begrenztes Wachstum haben, nur einzelne von ihnen werden zu Langtrieben und erzeugen ihrerseits wiederum Kurztriebe.

Das leitet hinüber zu Chaetopteris plumosa, einer stattlichen Form, welche ebenfalls typische Lang- und Kurztriebe hat — alle in einer Ebene gelegen.

Die Scheitelzelle der meisten bisher genannten Formen ist ziemlich lang zylindrisch (Fig. 250, *2*. 246); sie gliedert auch durch Querwände zylindrische Segmente ab, welche weiterhin in zahlreiche kleinere Zellen von meist regelmäßiger Form zerlegt werden. *Scheitel.*

Die Beobachtung der Sproßscheitel lehrt, daß allein die Scheitelzelle das gesamte Längenwachstum besorgt, die von ihr abgeschnittenen Segmente strecken sich nicht mehr nennenswert, deshalb wird durch die Teilungen zwar die Zahl der Zellen außerordentlich vermehrt, aber diese werden auch immer kleiner — ein hübsches Beispiel nach Sachs dafür, daß Wachstum und Zellteilung völlig getrennte Dinge sind.

Das von einer Scheitelzelle abgeschnittene Segment zerfällt durch eine Querwand in Halbsegmente und diese werden in der üblichen Weise durch

gekreuzte Längswände in Zylinderquadranten zerlegt. Letztere teilen sich in innere und äußere Zellen. Die äußeren zerfallen dann noch durch weitere Wände, und so entsteht ein Zentralkörper aus größeren und eine Rinde aus kleineren in der äußeren Ansicht sehr regelmäßigen Zellen zusammengesetzt (vgl. Fig. 250, *3*).

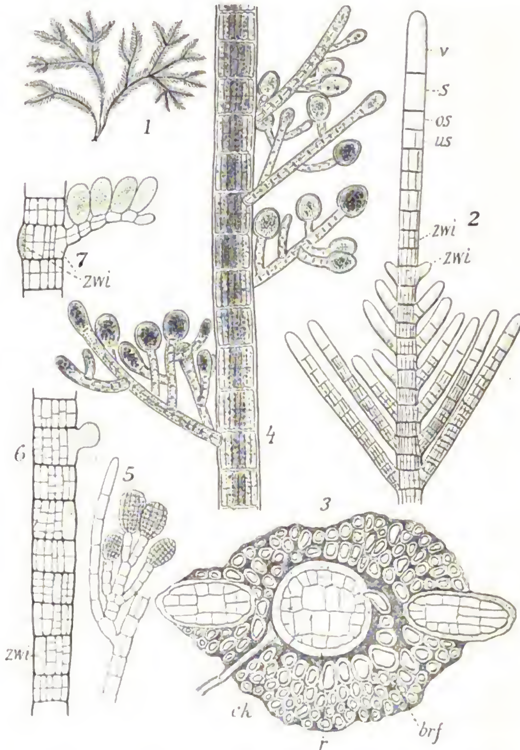


Fig. 250 n. REINKE u. SAUVAGEAU. *1 Sphacelaria plumigera*. Habitus. *2* Sproßspitze von ders. *v* Scheitelzelle. *s* Segment. *zwi* Zweiginitialen. *os* oberes, *us* unteres Segment. *3* Querschnitt durch einen älteren Sproß von ders. Pflanze. *ck* Zentralkörper. *r* Rinde. *brf* Berindungsfäden. *4 Sphacelaria racemosa;* Sproß mit Fruchtästen. *5 Sphacelaria bracteata;* Fruchtast. *6 Sphacelaria Reinkei:* Sproß mit Zweiginitialen (*zwi*). *7* dies.; Fruchtast aus einer Zweiginitiale hervorgegangen.

Die primären Querwände der Segmente bleiben in den Sprossen noch lange erkennbar und so ist es auch leicht, zunächst für die regelmäßig gefiederten Gattungen und Arten, festzustellen, daß in der oberen Hälfte eines Segmentes nicht alle Zylinderquadranten gleichmäßig aufgeteilt werden; es setzen vielmehr an zwei opponierten Stellen des Sprosses die Wände aus, und so bleiben größere, häufig auch plasmareichere Zellen übrig, die wir Zweiginitialen nennen wollen (*zwi* Fig. 250, *2*); sie dürften vielfach (ob immer?) keilförmig von der Peripherie bis zum Zentrum des Sprosses reichen. Zwecks Astbildung wölben sich die Initialen vor (Fig. 250, *2*), strecken sich und gliedern durch Wände, die ungefähr senkrecht zu ihrer Wachstumsrichtung stehen, Scheitelzellen ab. Letztere funktionieren genau wie diejenigen des Hauptsprosses, sie liefern durch andauernde Teilung Langtriebe, oder aber durch baldige Sistierung ihrer Tätigkeit Kurztriebe. Im letzten Falle kann die Scheitelzelle dauernd als solche kenntlich bleiben, häufig aber wird sie ganz aufgeteilt oder auch zu einem dornförmigen Organ umgewandelt. *Zweigbildung.*

Auch bei den Sphacelarien, welche eine zerstreute (schraubige usw.) Anordnung der Äste besitzen, lassen sich in gewissen Fällen die Zweiginitialen leicht nachweisen, z. B. sind sie nach PRINGSHEIM bei Sph. olivacea resp. radicans, nach SAUVAGEAU bei Sph. Reinkei (Fig. 250, *6*, *7*) ohne weiteres sichtbar, und es läßt sich leicht demonstrieren, daß alle Seitenorgane aus ihnen hervorgehen, z. B. der in Fig. 250, *7* wiedergegebene Fruchtast.

Freilich gibt es nun eine ziemliche Anzahl von Sphacelarien, bei welchen die in Rede stehenden Zellen nicht so direkt sichtbar sind oder wenigstens nicht so klar beobachtet wurden. Aber ich bin überzeugt, daß sie auch dort nicht fehlen, nur treten sie durch ihren Inhalt nicht hervor und in manchen Fällen mögen sie auch ein paar Teilungen mehr erfahren als die so auffällig sichtbaren Initialen. Unsere Auffassung wird gestützt durch die Tatsache, daß auch in den letzterwähnten Fällen die Seitenorgane immer aus der oberen Hälfte eines Segmentes hervorgehen (Fig. 250, *4*), und daß ferner auch die nachträglich entstehenden Zweige sich in die jeweils für eine Spezies gesetzmäßige Anordnung regelrecht einfügen.

Besonders bei Entstehung schmaler Äste (vgl. Fig. 250, *4*) braucht nicht immer die Initiale ihrer ganzen Länge nach verwendet zu werden; wie MAGNUS zeigte, hat es oft mit einer relativ kleinen Ausstülpung am Oberende der Ursprungszelle sein Bewenden.

Schon aus dem, was wir soeben von den nachträglich entstehenden Zweigen sagten, geht hervor, daß die Initialen nicht überall sofort nach ihrer Entstehung zu Ästen auswachsen; letzteres erfolgt fast nur an den Hauptsprossen gefiederter Arten, überall sonst bleiben viele von ihnen gleich „schlafenden Augen“ vorläufig in Ruhe, um sich erst ganz spät oder bisweilen überhaupt nicht zu Fruchtästen, Brutknospen usw. auszugestalten. Das ist wiederum bei Sph. radicans, Reinkei usw. am leichtesten zu verfolgen, weil hier die unbenutzten Initialen überall zwischen den fertigen Zweigen sichtbar bleiben.

Wieweit man nach dem, was wir berichtet, noch von Adventivästen reden darf, muß wohl vorläufig dahingestellt bleiben. Als solche betrachten darf man wohl Seitenorgane, welche bisweilen aus den unteren Halbsegmenten hervorgehen.

PRINGSHEIM nannte unsere Initialen Brutzellen, weil aus ihnen allerlei vegetative Fortpflanzungsorgane hervorgehen, auf die wir unten zurückkommen.

Haare. Neben solchen seitlichen Bildungen sind bei den Sphacelarieen Haarbildungen nicht selten. Nach den Darstellungen von PRINGSHEIM, REINKE, KUCKUCK u. a. sind das seitliche Gebilde. Sie entstehen aus der Scheitelzelle. Diese schneidet durch eine etwas gekrümmte Wand eine kleine Zelle (Fig. 251, *1*) ab, welche dann zu einer farblosen Zellreihe (*h* Fig. 251, *2*) auswächst. Die Scheitelzelle selber wird ein wenig seitwärts geschoben und wächst dann weiter, indem sie ihre erste Querwand senkrecht auf die Basalwand des Haares stellt (Fig. 251, *1*).

MAGNUS und neuerdings SAUVAGEAU fassen die Dinge etwas anders auf. Die kleine Zelle (*v* Fig. 251, *4*, *5*), welche die Anlage des Haares darstellt, wird nach MAGNUS ziemlich weit oben abgetrennt. Sie ist nach ihm die eigentliche Scheitelzelle, wird aber von dem unteren Teile, dem Segment (*s*) zur Seite gedrängt, indem dieses sich seitwärts (Fig. 251, *5*, *6*) hervorschiebt, selbst eine Scheitelzelle entwickelt und zum Sproß auswächst. Demnach wären alle Haar-bildenden Zweige der Sphacelarien als Sympodien anzusehen. Die häufig vorhandene Zickzackkrümmung würde das auch noch andeuten.

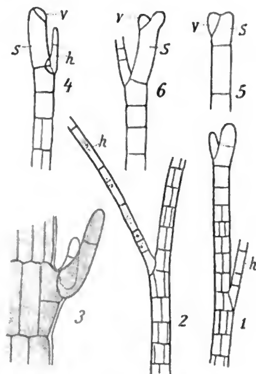


Fig. 251. Haarbildung. *1*, *2 Sphacelaria furcigera* n. KUCKUCK. *3 Sphacelaria racemosa* n. REINKE's Atlas. *4*—*6 Sph. cirrhosa* n. MAGNUS. *h* Haar. *v* Scheitelzelle. *s* Segment.

Die MAGNUS'sche Auffassung wird wohl von wenigen Botanikern geteilt, und ich möchte ihr auch nicht unbedingt zustimmen, aber sie verdient doch wohl etwas mehr Beachtung, als man ihr gewöhnlich zuteil werden ließ. Die Vorgänge erinnern ja an manche Erscheinungen bei den Florideen, und die vorgetragene Meinung erklärt relativ einfach die immerhin auffallende Stellung der ersten Querwand in der mit *s*, Fig. 251 bezeichneten Zelle.

Haare können übrigens auch gelegentlich (z. B. Sph. racemosa) aus Rindenzellen hervorgehen. Ihre Entstehung ist aus Fig. 251, *3* ohne weiteres ersichtlich.

Die fraglichen Organe wachsen wie überall an der Basis.

Berindung. Bei einigen Sphacelarien (z. B. plumigera) und ganz typisch bei Chaetopteris plumosa herrscht eine besondere Neigung zur Bildung von Berindungsfäden aus den verschiedensten Zellen der Kortikalschicht (vgl. Fig. 252, *2*, *3*). Sie wachsen bei Sphacelaria plumigera abwärts und bilden durch Verflechtung eine unregelmäßige Schicht um die Hauptsprosse (Fig. 250, *3*); ferner dienen sie an der Basis zur Bildung einer Haftscheibe, welche die Sohle vielfach vollständig verdeckt und natürlich verstärkt. Das Gleiche gilt für die unteren Zonen der Chaetopteris, doch wachsen die Rindenfäden in den oberen Regionen der Sprosse dicht gedrängt mehr weniger schräg nach auswärts (Fig. 252, *4*), und da sie alle annähernd gleichmäßig enden, entsteht ein kompakter, außen relativ glatter Mantel, dessen Aufbau aus Einzelfäden kaum noch erkannt werden kann.

Da die Berindung erst beginnt, nachdem die Zweige fertiggestellt waren, durchsetzen Kurz- und Langtriebe die fragliche Schicht (Fig. 252, *4*).

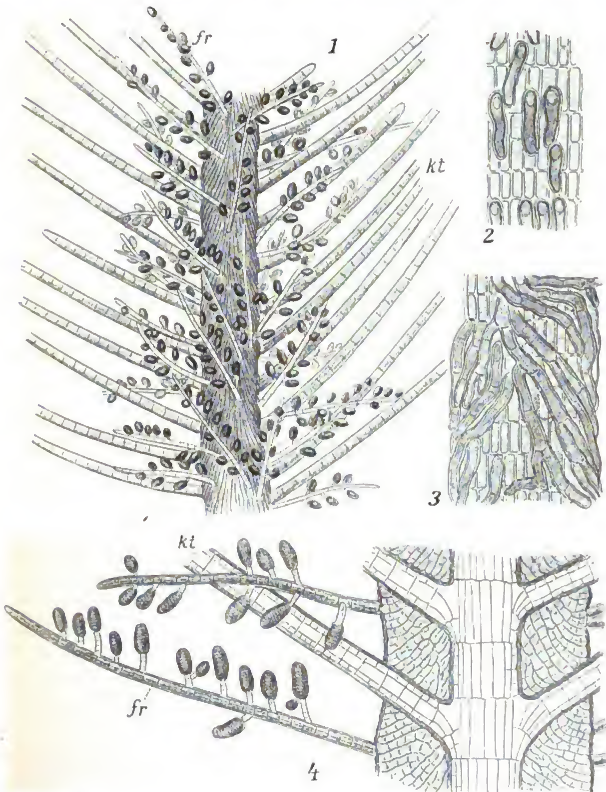


Fig. 252. *Chaetopteris plumosa* n. REINKE's Atlas. *1* Sproßstück mit Kurztrieben (*kt*) und Fruchtästen (*fr*). *2, 3* beginnende Berindung. *4* Längsschnitt durch einen berindeten Sproß.

Uni- und plurilokuläre Sporangien pflegen bei der gleichen Art die gleiche Stellung zu haben, und man kann allgemein sagen, daß Scheitelzellen kürzerer oder längerer Triebe sich in solche Organe umwandeln. *Sporangien.*

Bei Sphacella, desgleichen bei einfachen Sphacelaria-Arten, wie Sph. olivacea (Fig. 249), cirrhosa (Fig. 247) usw. kann jeder Ast im angedeuteten Sinne funktionieren, besonders häufig werden kurze Seitenäste zur Sporangienbildung verwandt. Die Behälter für die Schwärmer sitzen dann auf kurzem, einzelligem Stiel. Bisweilen fehlt sogar dieser.

Bei den höher stehenden Arten aber, wie Sphacelaria plumigera, racemosa, Reinkei usw. (Fig. 250), bei Chaetopteris (Fig. 252) usw., lassen sich besondere Fruchtäste unschwer von den vegetativen unterscheiden. Solche sind meistens etwas einfacher gebaut als die letzteren, vielfach liegen nur monosiphone Fadensysteme vor, an denen dann auch, wie bei Sphacella u. a., die Sporangien die Spitzen einnehmen.

Bei Sphacelaria entstehen die Fruchtäste wohl immer aus zeitweilig ruhenden Zweiginitialen, wie wir schon oben andeuteten, sind im übrigen aber recht mannigfaltig gestaltet. Die fraglichen Gebilde sind z. B. bei Sph. racemosa u. a. einfach monopodial verzweigte Rispen; bei Sph. Reinkei liegen nach SAUVAGEAU Sympodien vor und bei Sph. bracteata nebst Verwandten wird eine scheinbar axilläre Stellung der Sporangien hervorgerufen. Die Sache liegt hier nach SAUVAGEAU so: der sporangientragende Zweig ist eine Seitenachse des Sprosses, welchen Fig. 250, *5* nur abgebrochen wiedergibt; er hat seinerseits das „Blatt" als erstes Seitenorgan erzeugt.

Auch sonst kommen noch mancherlei Varianten in der Ausgestaltung der Fruchtäste vor, die event. als Merkzeichen einzelner Artgruppen dienen können.

Die Fruchtäste der Chaetopteris weichen in ihrer Form nicht von solchen der Sphacelarien ab (Fig. 252), entstehen aber ganz anders, nämlich aus den Enden der Berindungsfäden (Fig. 252, *4*). Das zeigt, daß man auf den Entstehungsort der Fruchtäste keinen zu großen Wert legen darf. Unsere Alge stellt offenbar ein Seitenstück zur Desmarestia auch insofern dar, als hier wie dort die Sporangien auf die Berindungsfäden zurückgehen.

Brutknospen. Nicht wenige Arten der Gattung Sphacelaria bilden zwecks vegetativer Vermehrung Brutknospen, welche, wie besonders PRINGSHEIM betonte, einem ganzen Seitensproß gleichwertig sind (vgl. auch JANCZEWSKI, MAGNUS, REINKE, KUCKUCK u. a.)

Aus einer Zweiginitiale treibt ein kurzer, wenigzelliger Ast aus, dessen Scheitelzelle nicht selten etwas anschwillt. Von dieser wird nun durch eine Querwand ganz oben ein kleiner Zipfel abgeschnitten (s Fig. 253, *1*, *3*). Die große untere Zelle (*c*), welche man immerhin als das Segment der oberen kleinen Scheitelzelle wird betrachten müssen, wächst nun bei Sph. furcigera nach zwei Richtungen hin armartig aus (Fig. 253, *3*). Die beiden Arme werden durch schräge Wände sukzedan abgegliedert und wachsen mit Hilfe einer Scheitelzelle zu kurzen Stäbchen heran, welche weit auseinander spreizen (Fig. 253, *5*).

Nicht selten bildet eine junge Scheitelzelle noch einmal eine „Gabelung" aus, man erhält so drei-, ja vereinzelt vierstrahlige Brutknospen (Fig. 253, *5*).

In anderen Fällen entstehen aus der großen zentralen Zelle (*c*) einer Brutknospenanlage drei gleichmäßig abstehende Strahlen, z. B. bei Sph. tribuloides, Hystrix u. a. (Fig. 253, *2*, *7*). Die sukzessiven Teilungen interessieren im einzelnen kaum. Ich verweise auf die Angaben von PRINGSHEIM, GEYLER, die Zeichnungen bei REINKE usw. Von kleinen Abweichungen in den Teilungen usw. hängt es ab, ob die Strahlen lang werden, kurz bleiben usw. Danach richtet sich die Form der Brutknospen, welche für die einzelne Spezies charakteristisch zu sein pflegt.

Aus Fig. 253, 7 ist ersichtlich, daß zwischen den Strahlen einer Brutknospe nicht selten ein Haar entspringt; dasselbe geht aus der kleinen Scheitelzelle hervor, und Magnus sieht in den z. B. bei Sph. furcigera zu beobachtenden Erscheinungen eines Stütze seiner Anschauungen. Ich verweise auf seine Ausführungen.

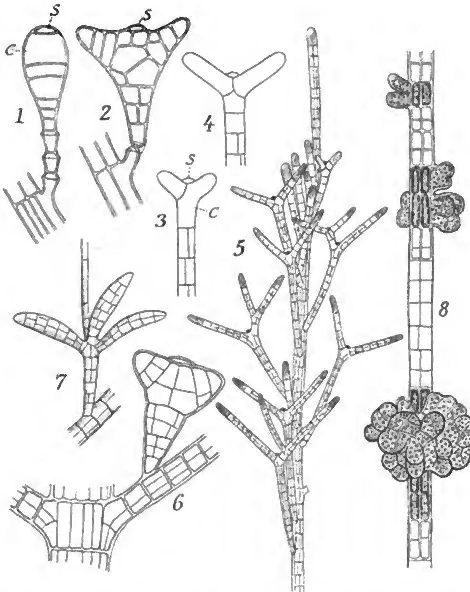


Fig. 253. Brutknospen von Sphacelarien n. Pringsheim, Reinke, Kuckuck. *1, 2 Sphac. tribuloides. 3—5 Sphac. furcigera. 6 Sphac. plumula. 7 Sphac. Hystrix. 8 Sphac. olivacea;* „Brutkörner". *s* Scheitelzelle. *c* Zentralzelle der Brutknospen.

Der Stiel der Brutknospen bleibt immer einreihig; er bricht später ab und die Brutknospe wird frei; aus der Zweiginitiale des Stammes aber kann noch wiederholt unter Benutzung des übriggebliebenen Stumpfes eine neue Brutknospe hervorgehen.

Die in Rede stehenden Organe treiben zu neuen Pflanzen aus, indem die Strahlen sich einfach an ihrer Spitze weiter entwickeln. Die gespreizte Form derselben hat aber vielleicht noch eine Bedeutung. Die Arme könnten als Anker dienen wie die Fortsätze der Trapafrüchte. Der Name Sphac. tribuloides erinnert recht hübsch an den „Tribulus".

Die Brutknospen entwickeln sich besonders an solchen Individuen, welche unilokuläre Sporangien nur spärlich erzeugen, sie sind offenbar physiologisch innerhalb gewisser Grenzen ein Ersatz für diese.

PRINGSHEIM erwähnt für Sph. olivacea noch Brutkörner (Fig. 253, *8*) resp. traubige Haufen dieser Gebilde. Sie entstehen aus den Scheitelzellen oder aus den Zweiginitialen durch wiederholte Teilung. Was aus ihnen später wird, ist nicht sicher bekannt.

Im übrigen können auch losgelöste Äste sich zu einer ganzen Pflanze entwickeln. Ferner werden Scheitelzellen, welche verloren gingen, aus dem darunter liegenden Segment ersetzt. Kurz die Regenerationsfähigkeit der Sphacelarien ist eine recht große.

b. Stypocauleae.

Schon GEYLER hat darauf hingewiesen, daß bei einer Anzahl von Gattungen der Sphacelariaceen die Äste nicht wie bei Sphacelaria, Chaetopteris u. a. in der oben geschilderten Weise aus Teilen der Segmente hervorgehen, sondern aus der Scheitelzelle selber. Der Typus solcher Formen dürfte in Halopteris gegeben sein, an dieses schließt sich Stypocaulon, Phloeocaulon usw. an, und es mag gleich hier betont werden, daß die äußersten Glieder unserer Reihe in mehr als einer Beziehung Ausgestaltungen erfahren, welche an Phanerogamen weitgehend erinnern.

Halopteris. Halopteris bildet wiederholt gefiederte, äußerst zierliche Sproßsysteme, die der etwa 10—20 cm hohen Pflanze einen angemessenen Namen verschafft haben.

Die Achsen verschiedener Ordnung stehen zweizeilig alternierend (Figur 254, *1*), es fällt aber alsbald auf, daß die beiden untersten (ältesten) Seitenzweige jedes Sprosses beisammen stehen, so zwar, daß sie ungefähr die Achsel des Muttersprosses einnehmen (Fig. 254, *2*). Diese Stellung mag gleich hier als pseudo-axilläre bezeichnet sein.

Den Scheitel der Hauptsprosse krönt eine große Scheitelzelle. Sie zerfällt durch Querwände in die üblichen Segmente, und letztere werden weiter in zentrale und Rindenzellen nach Vorschrift zerlegt.

Die Verzweigung beginnt, wie PRINGSHEIM und MAGNUS zuerst zeigten, damit, daß eine schräg gestellte und etwas uhrglasartig gekrümmte Wand eine Zweiginitiale (Sproß zweiter Ordnung) (Fig. 254, *1 zwi*) von der Scheitelzelle abtrennt. Durch Wachstum der letzteren wird dann die Initiale ein wenig verschoben, sie erscheint seitlich angeheftet (Fig. 254, *1 zwi''*), und nun wird von ihr nach aufwärts eine kleine Zelle (*ax'*) abgeschnitten. Diese möchte man für eine rein axilläre Bildung halten, alle Beobachter aber stimmen darin überein, daß die Hauptscheitelzelle an ihrer Bildung ganz unbeteiligt sei und daß nur die Zweiginitiale der Ursprungsort dieser pseudoaxillären Anlage sei.

Nachdem die Zelle *ax'* angelegt, streckt sich die Initiale und schneidet durch eine Querwand eine Scheitelzelle (*v'*) ab; diese ihrerseits erzeugt zunächst ein Seitenglied *ax''*, welches wiederum der Hauptachse zugekehrt ist und liefert dann weiter in regelmäßiger Alternanz Seitenachsen wie der Hauptsproß.

Die Zellen *ax'*, *ax''* werden zu dem pseudo-axillären Sproßpaar, auf das wir bereits oben hinwiesen. Ein solches tritt in Fig. 254, *2* besonders deutlich hervor.

Die in der geschilderten Weise sich wiederholende Verzweigung kann Sprosse vierter und fünfter, ja höherer Ordnung liefern, doch nehmen die

letzten Auszweigungen immer mehr den Charakter von Kurztrieben an, indem sie ihre Scheitelzelle zu einem mehr oder weniger zugespitzten Organ umwandeln, das nicht weiter wächst.

Nachzutragen ist noch, daß die Zellwände, welche Segment und Scheitelzelle trennen, stets an die anfänglich uhrglasförmigen Wände ansetzen, welche Hauptscheitelzelle und Zweiginitiale von einander sonderten. Die Basis eines Zweiges sitzt danach immer der oberen und der unteren Hälfte zweier aufeinander folgender Segmente auf.

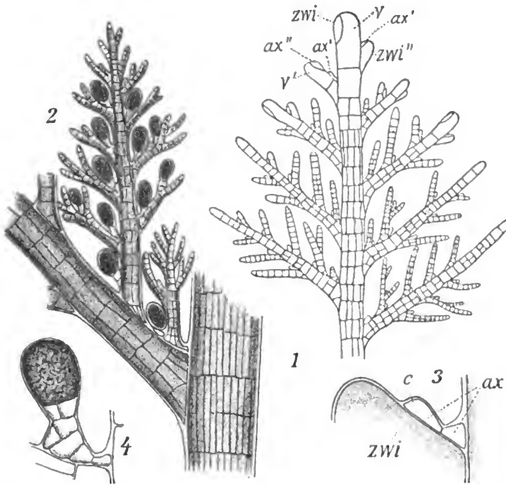


Fig. 254. *Halopteris filicina* n. GOEBEL u. REINKE. *1* Sproßspitze. *2* pseudoaxilläre Fruchtäste. *3* Anlage eines pseudoaxillären Sprosses. *4* Sporangium, scheinbar in der Zweigachsel. *v*, *v'* Scheitelzellen. *zwi* Zweiginitialen. *ax'*, *ax"* Anlagen von pseudoaxillären (*c*) Sprossen.

MAGNUS hält auch für die Stypocauleen an seiner Auffassung vom sympodialen Aufbau der Sprosse fest, die wir oben an den haarbildenden Sphacelarien demonstriert haben. Danach wäre die vermeintliche Hauptachse nur eine scheinbare, zu ihrem Aufbau würden die seitwärts geschobenen Achsen jeweils ein, oder bei dem später zu besprechenden Stypocaulon auch mehrere Segmente geliefert haben. Die Sache würde u. a. an Plocamium unter den Florideen erinnern.

Die Sporangien der Halopteris stehen an Stelle von Kurztrieben letzter oder vorletzter Ordnung (Fig. 254, *2*), und REINKE weist besonders darauf hin, daß sie meistens die Umbildung eines pseudoaxillären Sprosses darstellen. Das geht u. a. sofort aus Fig. 254, *3* u. *4* hervor. Erstere stellt die pseudoaxilläre Zelle (*ax*) nach der ersten Teilung dar. Die Zelle *c*

wird in vielen Fällen zu einem normalen, vegetativen Astchen, in anderen aber liefert sie ein Sporangium nebst den Tragzellen desselben (Fig. 254, *4*).

Der Aufbau von Halopteris öffnet nun auch leicht das Verständnis für *Stypocaulon.* Stypocaulon, dessen eine Art (St. scoparium) wie Halopteris zweizeilig alternierende Äste trägt, während eine andere (St. funiculare) allseitig verzweigt ist.

Die riesigen Scheitelzellen sind auch hier vorhanden (Fig. 255, *1*), sie bilden die Äste wie diejenigen von Halopteris, nur machen sich hier Internodien bemerklich, d. h. einzelne Segmente (*i* Fig. 255, *1*) der Scheitelzelle oder auch Halbsegmente beteiligen sich nicht an der Bildung der Seitenzweige. Einzelheiten über den Vorgang zu geben, scheint mir nicht erforderlich, ich verweise auf Geyler, der alles genau schildert, und bemerke noch, daß besonders die ersten Segmente eines Zweiges häufig keine Seitenzweige tragen.

Stypocaulon scoparium bringt es in der Verzweigung nicht so weit wie Halopteris; mit einer zweifachen Fiederung hat es sein Bewenden. Die meisten Äste zweiter und dritter Ordnung werden unter Aufteilung der Scheitelzelle zu Kurztrieben (*ktr* Fig. 255, *1*), nur einige wenige behalten diese und entwickeln sich zu Langtrieben. Eine Vorausbestimmung der letzteren ist nicht zu erkennen.

Neben solchen Zweigen, welche der Scheitelzelle direkt entspringen, kommen noch bei verschiedenen Spezies verschieden zahlreiche sog. Adventiväste vor. Sie entspringen aus besonderen Zellen, welche, auf die Langtriebe beschränkt, an dichterem Inhalt erkennbar und größer sind als die übrigen Rindenzellen (Fig. 255, *2*, *3*).

Es ist für mich kein Zweifel, daß auch hier wieder ruhende Zweiginitialen vorliegen wie bei den Sphacelarien, ist doch bei Stypocaulon funiculare ganz evident, daß sie in den zweiglosen Segmenten (Internodien) zu viert wirtelartig angeordnet sind.

Danach würde ich auch nicht gern von Adventivästen reden, eher würde ich an Ascophyllum unter den Fucaceen erinnern, das ja auch zahlreiche ruhende Scheitelzellen besitzt (s. unten).

Die nachträglich gebildeten Äste bleiben meistens kurz, sie lassen an ihrer Basis (Fig. 255, *3*) Rhizoiden hervortreten, welche abwärts wachsend den Stamm einhüllen. Besonders in den unteren Regionen der Sprosse bilden die „Brutzellen“ häufig allein Rhizoiden, welche demnach Ästen homolog sind.

Wie aus Fig. 255, *4* ersichtlich, werden genau wie bei Halopteris Pseudoaxillarzellen entwickelt, aber diese produzieren niemals einen normal verästelten Seitenzweig — obschon sie einem solchen entsprechen —, sondern sie rücken vollends in die Achsel und bilden an den sterilen Sproßsystemen Haarbüschel, an den fertilen Sporangienhaufen (Fig. 255, *5*). Zu dem Zwecke teilt sich die Pseudoaxillarzelle (*ax*) durch eine zur Verzweigungsebene senkrecht (transversal) gestellte Wand in zwei Zellen, deren jede durch weitere Zerlegung eine quer liegende Zellreihe bildet. Aus diesen gehen dann die farblosen Haare (Fig. 255, *1*) oder die Sporangien hervor. Reinke bezeichnet den in der Achsel entstehenden Zellkomplex als Placenta.

Sehr interessant sind dann einige Genera, welche sich in ihrer Wachstumsweise unschwer auf Stypocaulon zurückführen lassen. Anisocladus wächst wie letztgenannte Gattung, sie produziert aber reichlich verzweigte sog. Adventiväste, und diese sind allein die Träger der pseudoaxillär entspringenden Sporangien.

Ptilopogon Rke. bildet am Hauptsproß fiederig verzweigte Kurztriebe, welche Reinke mit Blättern vergleicht. In der Achsel dieser „Blätter", welche häufig zeitig abbrechen, entstehen (Fig. 255, 7) relativ große Büschel von Fruchtästen, welche mindestens zum Teil aus der Pseudoaxillarzelle hervorgehen; nach Reinke werden sie vielleicht vermehrt durch adventive Bildungen. *Ptilopogon.*

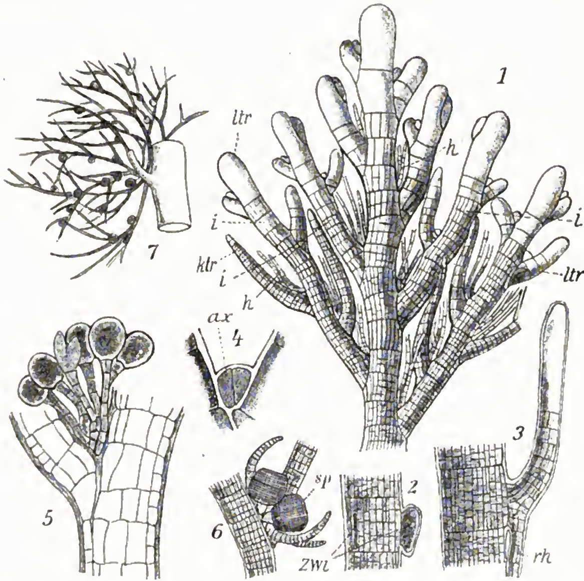


Fig. 255 n. Reinke. *1* Sproßspitze von *Stypocaulon scoparium*. *ltr* Langtriebe, *ktr* Kurztriebe. *i* Internodien. *h* Haare. *2*, *3* Zweiginitialen (*zwi*) und sog. Adventiväste von *Stypocaulon funiculare* mit Rhizoiden (*rh*). *4 Stypocaulon scoparium;* Pseudoaxillarzellen (*ax*). *5* dass.; Sporangienhaufen. *6 Phloeocaulon spectabile;* Sporangien (*sp*) in der Achsel eines Sprosses mit zwei scheinbaren Vorblättern. *7 Ptilopogon bryocladus;* Fruchtzweig.

Diese Pflanzen erhalten durch Teilung der primären peripheren Rindenzellen eine ziemlich dicke Sekundärrinde, welche die Seitenzweige an ihrer Basis umschließt. Die Dinge bedürfen im einzelnen wohl noch erneuter Untersuchung.

Auch Phloeocaulon, das wie Stypocaulon wächst, erhält sekundäre Berindung und zwar in den oberen Regionen durch Teilung der primären Kortikalzellen, in den unteren durch hyphenartige Berindungsfäden. Hier treten auch wirkliche Adventiväste aus der Basis abgefallener Kurztriebe hervor. Solcher Ersatz der letzteren erfolgt vielleicht periodisch. *Phloeocaulon.*

Die Sporangien von Phloeocaulon stehen nach REINKE auf kätzchenartigen Kurztrieben, und zwar sind uni- und pluriloknläre Sporangien auf habituell etwas differente Pflanzen verteilt. Die einzelnen Sporangien entstehen wieder aus einer pseudo-axillären „Placenta", aber gewöhnlich nur zu zweien nebeneinander (Fig. 255, *6*); interessant aber ist, daß beiderseits von den Sporangien — in transversaler Stellung — kleine Kurztriebe auftreten (Fig. 255, *6*), welche die Vorblätter dikotyler Sprosse imitieren. Danach redet REINKE auch hier von Deckblättern, Vorblättern usw., um damit auch in der Terminologie die erwähnte Ähnlichkeit zum Ausdruck zu bringen.

c. Cladostepheae.

Cladostephus. Cladostephus stellt wohl den eigenartigsten Typus unter den Sphacelariaceen dar. Die 10—20 cm hohe Pflanze (Fig. 256) bildet knorpelige, dichotom verzweigte Sprosse, welche mit zahlreichen, vielzähligen Wirteln von Kurztrieben dicht bedeckt sind. Zwischen letzteren entstehen Fruchtäste (Fig. 256, *2*). Die Pflanze perenniert, sie wächst im Sommer bei Helgoland lebhaft, wirft mit Beginn der kalten Jahreszeit zum mindesten die älteren Kurztriebe ab und entwickelt dann Fruchtäste, die im Dezember-Januar nach KUCKUCK ihre Sporangien reifen. In Neapel lebt sie ähnlich.

Die Hauptsprosse wachsen mit Hilfe einer großen Scheitelzelle (Fig. 256, *4*) und bilden in üblicher Weise durch Teilung der Segmente Zentralkörper und Rinde (Fig. 256, *4*).

Zwecks Bildung von Kurztrieben wölben sich aus dem oberen Teile der oberen Halbsegmente, die auch nach wiederholten Teilungen, wie immer, erkennbar sind, rings um den ganzen Scheitel Zellen vor (*zwi* Fig. 256, *4*), welche rasch zu Scheitelzellen werden und dann keulenförmige Organe liefern, deren wirtelförmige Anordnung wir schon betonten. Diese Gebilde werden häufig Blätter genannt; ich glaube der gewählte Name (Kurztrieb) genügt.

Viele der letzteren behalten die erwähnte Keulenform bei, ihre Scheitelzellen werden aufgeteilt resp. zu dornartigen Spitzen umgewandelt. Noch häufiger aber verzweigen sich die Kurztriebe ein- bis mehrere Male nach dem Rezept von Halopteris-Stypocaulon, und genau wie dort entstehen auch Haarbüschel in den Achseln der Zweiglein (Fig. 256, *2*). Nachdem wenige Ästchen gebildet sind, stellen auch hier die in Frage kommenden Scheitelzellen die Tätigkeit ein und werden aufgeteilt resp. umgebildet.

Da von jedem Segment höchstens die obere Hälfte zur Kurztriebbildung verwandt wird, bleibt die untere frei, sie streckt sich zusammen mit den Basalregionen der Kurztriebe und bildet jeweils ein Internodium. Aus einem solchen können noch wieder Kurztriebe vereinzelt oder in Wirteln hervorgehen, der Hauptsache nach aber setzen in den Rindenzellen der Internodien (bei *r*, Fig. 256, *4*) reichlich anti- und perikline Teilungen ein, und damit entsteht ein sekundäres Rindengewebe (*sr*), welches die Basis der vorher gebildeten Kurztriebe umwallt (Fig. 256, *2*). Diese sekundäre Rinde ist es dann, welche die Fruchtsprosse hervorbringt (*fr* Fig. 256, *2*). Sie können fast aus jeder Zelle der sekundären Kortikalschicht hervorbrechen. Den Kurztrieben sind sie vielfach ähnlich, vielfach auch stark gegen diese reduziert. Die Sporangien stehen an größeren Fruchtästen mit Vorliebe seitlich, an den kleineren häufig terminal. Sie sind Umwandlungsprodukte der Scheitelzellen, wenn sie am Ende stehen; bei seitlicher

Orientierung aber verdanken sie nach PRINGSHEIM „Brutzellen" den Ursprung, die der Autor auch hier nachwies.

Die Verzweigung der Langtriebe hat garnichts mit der Kurztriebbildung zu tun, sie ist dichotom. Soll sie beginnen, so bildet sich in der Scheitelzelle eine schräge Uhrglaswand (*1—1* Fig. 256, *3*) und auf diese folgt alsbald eine zweite (*2—2*). Damit sind drei Zellen herausgeschnitten. *l* und *l'* bilden die Scheitel für neue Langtriebe, die unter diesen liegende, nach oben etwas zugespitzte Zelle teilt sich durch Längswände wie sonst die Segmente und so resultiert ein Zellkomplex, welcher die Basis für die beiden Langtriebe abgibt.

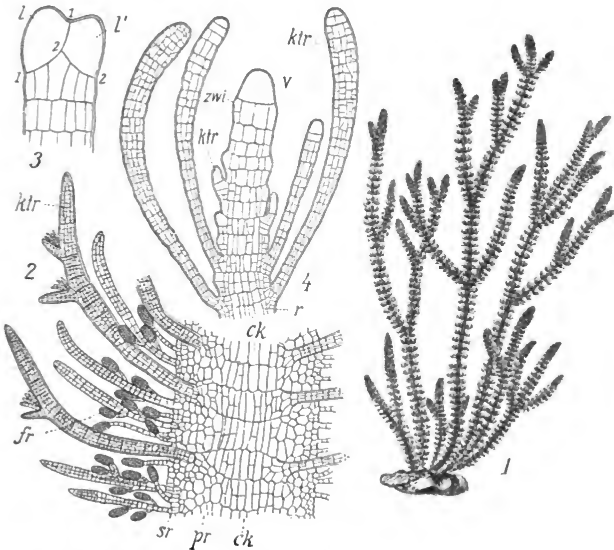


Fig. 256. *Cladosthephus verticillatus*. Orig. u. n. PRINGSHEIM. *1* Habitusbild. Doppelte Größe. *2* Längsschnitt durch einen älteren Sproß. *ktr* Kurztrieb. *fr* Fruchtsproß. *pr* primäre, *sr* sekundäre Rinde. *3* Längsschnitt durch einen Scheitel, der in Verzweigung begriffen ist. *l, l'* die Gabeläste. *4* Längsschnitt durch den Scheitel. *v* Scheitelzelle. *ktr* Kurztrieb. *ck* Zentralkörper. *r* Rinde. *zwi* Zweiginitiale.

Die Vorgänge lassen sich mit denen bei Halopteris-Stypocaulon vergleichen. Die erste Zelle (*l*) stellt wohl das dar, was wir Zweiginitiale nannten, die zweite würde event. dem Organ entsprechen, was man bei jenen Gattungen gemeinhin als Scheitelzelle anspricht, und man könnte sich vorstellen, daß die Scheitelzelle (*l'*) zugunsten ihrer Tochter (*l*) verkleinert, und daß damit

die monopodiale Verzweigung zur dichotomen geworden sei. Doch kann man auch die MAGNUS'sche Auffassung auf diesen Fall anwenden und *l* für die eigentliche Scheitelzelle erklären. Dann wäre eine einheitliche Auffassung für alle diese Fragen gewonnen.

Neben solcher Dichotomie weist aber PRINGSHEIM eine seitliche Verzweigung aus den unvermeidlichen Initialen nach. Ab und zu bleiben nämlich (ohne erkennbare Regel) in den von den Scheitelzellen abgeschnittenen Segmenten einzelne Zylinderquadranten ungeteilt, und diese erscheinen dann später als große Zellen in das Parenchymgewebe der Rinde eingebettet. Sie können nach einiger Ruhe zu Langtrieben auswachsen. Das nennt man dann meistens Adventiväste.

Überblicken wir nun die Verzweigungsmodalitäten bei Cladostephus, so sind vier ziemlich scharf geschiedene Fälle zu verzeichnen:

1. Dichotomie aus der Scheitelzelle (Langtriebe);
2. seitliche Verzweigung aus Quadranten eines Halbsegmentes (Langtriebe);
3. Kurztriebbildung in Vielzahl aus dem Teil eines Halbsegmentes;
4. Fruchtsprosse aus einem Rindenteil, der kaum noch auf ein bestimmtes Segment zurückgeführt werden kann.

Bei einer solchen Differenzierung lag es natürlich nahe, mit PRINGSHEIM von Achse, Blatt, event. Fruchtblatt usw. zu reden; indes mir scheint, wie schon oben angedeutet, das sei unnötig, man komme mit den von mir gewählten Namen aus. Gewiß, die Dinge sind physiologisch und biologisch Blättern sehr ähnlich, aber ich meine doch, man müßte entweder die Bezeichnung Blatt für die entsprechenden, morphologisch definierten Organe der höheren Pflanzen festhalten, oder aber alles was assimiliert, flächenartig ausgebreitet ist usw., Blatt nennen. Dann aber sei man auch konsequent und streiche das Wort Phyllocladium bei den Phanerogamen.

Der Wunsch, die Nomenklatur der Archegoniaten und Samenpflanzen auf die Algen anzuwenden, wird nicht bloß durch Cladostephus nahe gelegt, Stypocaulon und seine Verwandten reizen fast noch mehr dazu. Doch ich glaube, auch hier kann man präzis sein, ohne die so gern benutzte Nomenklatur selber zu verwenden.

Natürlich verlieren damit die Erscheinungen an sich nicht an Interesse, und besser als die Nomenklaturfrage zu erörtern, wäre es, zu sagen, warum in so heterogenen Gruppen Ähnliches wiederkehrt. Leider vermögen wir das heute noch nicht.

Auf die Verwandtschaft der Sphacelarien mit anderen Phaeosporeen kommen wir im allgemeinen Teile des Buches zurück. REINKE's Auffassung, Battersia sei gleichsam die Urform der Gruppe, vermag ich nicht zu teilen, auch SAUVAGEAU spricht sich dagegen aus. Ich glaube, Sphacella steht der Ursprungsform am nächsten, und man kann sich unschwer die weitere phylogenetische Entwickelung vorstellen. Auch die Zusammenhänge der Stypocauleen und Cladostephen mit den niederen Formen ergeben sich fast von selbst.

Literatur.

GEYLER, TH., Zur Kenntnis der Sphacelarieen. Pringsh. Jahrb. 1865/66. **4.** 479.
JANCZEWSKI, Ed., Les propagules du Sphacelaria cirrhosa. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1871/72. **16.** p. 337.
KUCKUCK, P., Bem. z. marinen Algenvegetation von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **1.** 1894. (Sphacelaria radicans. Sphaceloderma.)

MAGNUS, P., Zur Morphologie der Sphacelarieen usw. Festschr. z. Feier des 100jähr. Bestehens der Ges. naturf. Freunde zu Berlin. 1873.
PRINGSHEIM, N., Üb. d. Gang der morphol. Differenzierung i. d. Sphacelarienreihe. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. z. Berlin 1873. Ges. Abh. **1.**
REINKE, J. Beitr. z. vergl. Anatomie u. Morphologie der Sphacelarien. Bibl. Botanica 1891. Heft **23.**
—— Atlas deutscher Meeresalgen. Vergl. S. 395.
—— Flora der westl. Ostsee. Vergl. S. 395.
SAUVAGEAU, C., Sur la sexualité et les affinités des Sphacélariées. Comptes r. 1898. **126.** p. 1672.
—— Remarques sur les Sphacélariacées. Journ. de bot. **14.** p. 213 ff.
—— Sur les Sphacelaria d'Australasie. Notes bot. school. Trinity coll. Dublin 1902. p. 196—200.)
STRASBURGER, Ed., Zellbildung u. Zellteilung. 3. Aufl.
—— Histolog. Beiträge. Heft 4.
SWINGLE, W. T., Zur Kenntnis der Kern- u. Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Pringh. Jahrb. 1897. **30.** p. 299.

4. Laminariaceae.

Den Typus dieser Familie repräsentiert die Gattung Laminaria (Figur 257 und 258), welche Stiel und Lamina eines einzelnen Laubblattes imitiert. An dem Übergange von dem Stiel zur Spreite liegt eine interkalare Wachstumszone, das Ganze wird gewöhnlich durch Krallen, die der Basis des Stieles entspringen, am Substrat festgeheftet. Von Laminaria leiten sich unschwer alle anderen Gattungen her, das soll unten gezeigt werden.

Als Fortpflanzungsorgane sind nur unilokuläre Sporangien bekannt, welche, wie bei Chorda, von Paraphysen begleitet werden und meistens, in ungeheurer Zahl beisammenstehend, breite fleckenartige Sori bilden.

Literatur und tatsächliche Kenntnisse über die Laminariaceen befinden sich nicht gerade in einem erfreulichen Zustande. Bei der sogleich zu schildernden Verbreitung der Laminariaceen sind wir vielfach auf das angewiesen, was Reisende aus fernen Welten brachten, und wenn letztere uns auch heute in der Zeit des Dampfes näher gerückt sind, so bleibt doch das erlangte und zu erlangende Material vielfach lückenhaft.

Dem entspricht es, daß die auffallenden Formen schon von den alten Reisenden häufig erwähnt werden, daß aber auch vielfach lückenhafte Notizen in die Literatur Eingang gefunden haben, die um so weniger vollständig aufzutreiben sind, als sie recht oft in schwer zugänglichen Werken niedergelegt wurden. Deshalb werden die folgenden Angaben kaum ganz vollständig sein.

Die Laminariaceen wurden schon ziemlich eingehend von alten Algologen wie TURNER, GMELIN, GUNNER, BORY u. a. berücksichtigt, einen Einblick in ihren äußeren und inneren Aufbau geben uns aber erst POSTELS und RUPRECHT, KÜTZING, HARVEY, AGARDH, ARESCHOUG, KJELLMAN, LE JOLIS, FOSLIE u. a.

Eine zusammenfassende Darstellung der Gattungen gab KJELLMAN, gleichzeitig versuchte SETCHELL eine neue nicht unzweckmäßige Gruppierung der Formen, und schließlich erörterte REINKE, das Bekannte zusammenfassend, den äußeren Aufbau der Laminariaceen. Die hier folgende Darstellung war im wesentlichen vor Erscheinen der REINKE'schen Arbeit niedergeschrieben.

Vorkommen.

Fast in jedem Lehrbuch der Botanik steht zu lesen, daß die Laminariaceen kaum unter die Höhe von $^1/_2$ m herabsinken, häufiger aber tropische Schling- und Kletterpflanzen an Größe erreichen oder übertreffen. Der Vergleich ist besonders für die großen Nereocystis- und Macrocystis-Arten nicht ungeschickt, denn ihre Stämme sind meistens dünn und biegsam.

Diese Pflanzen bilden nun vielfach ungemein ausgedehnte und für viele Meere ganz charakteristische Bestände, welche an festes Gestein usw. gebunden teils die litorale, teils die sublitorale Zone einnehmen. Dabei verdrängen sie oft den litoralen Fucaceengürtel (s. unten) oder lösen ihn nach unten hin ab.

Die Laminariaceen sind, wie das auch SETCHELL wieder darlegt, polare Gewächse. Die Eismeere des Nordens sind ihre Heimat, und von dieser aus dringen sie durch die Behringsstraße an asiatischen und amerikanischen Küsten ebenso in den großen Ozean (z. T. ziemlich weit, z. B. nach Japan) vor, wie sie in der Atlantic über Grönland nach Amerika einerseits, nach Skandinavien, Großbritannien, Helgoland und Frankreich andererseits übergreifen. Gegen den Äquator — in wärmeren Meeren — treten sie zurück, so kommen z. B. im Mittelmeer nur noch spärliche Laminarien (L. RODRIGUEZII u. a.) vor. Auch die Antarctis hat ihre Laminariaceen und schickt dieselben zur Südspitze Afrikas und besonders Amerikas hinüber, wo die Macrocystis- und Lessoniaformen des Feuerlandes schon so häufig die Bewunderung des Reisenden wachgerufen haben.

Daß solche Gestalten reines Seewasser verlangen, ist kaum verwunderlich, deshalb ist z. B. in der Ostsee von einer eigentlichen Laminarienvegetation nicht mehr die Rede, mag auch die Pflanze dort vereinzelt festgewachsen oder verschleppt vorkommen.

Die Gestalt der Laminariaceen wird erst aus ihrer Lebensweise verständlich. Die Anpassungen an bestimmte Standorte sind so deutlich, daß unsere Gruppe eine der nettesten Paradigmata bildet, an welchen man die Beziehungen zwischen Form und Außenwelt demonstrieren kann. Deshalb versagen wir uns vorläufig ein Eingehen auf diese Fragen, schildern trocken den morphologischen Aufbau und kommen im allgemeinen Teil auf die Sache zurück.

Gruppierung.

Nachdem wir Chorda und Adenocystis bereits bei den Ectocarpaceen untergebracht, verbleiben in der Familie der Laminariaceen folgende Gattungen, die wir im wesentlichen im Anschluß an SETCHELL gruppieren.



Äußerer Aufbau.

a. Laminarieae.

Laminaria.

Die Keimpflanzen der verschiedenen Laminaria-Arten stimmen, soweit man sie überhaupt kennt, in allen wesentlichen Punkten überein. Aus einer Haftscheibe, welche zahlreiche Hyphen aufbauen helfen, erhebt sich ein gerundeter Stiel und dieser trägt eine mäßig breite Laubfläche (Fig. 257, *1*), die man wohl einfach als flachen Sproß auffassen kann, ohne sie als terminales Blatt zu bezeichnen.

Die eben geschilderte und abgebildete Form behalten nun einige Laminarien, besonders L. solidungula zeitlebens, es werden höchstens die gesamten Dimensionen verändert, und event. wird im Alter die Haftscheibe verbreitert.

Die Laminarien der Saccharinagruppe (Fig. 257, *2*) behalten ebenfalls dauernd die einfachen Umrisse, verändern aber die Haftorgane. An der Basis des Stieles treten nämlich, zunächst in einem Wirtel, zahlreiche wurzelähnliche Gebilde hervor, wachsen im Bogen abwärts und klammern sich unter wiederholter dichotomer Verzweigung an dem Substrat fest, indem sie sich teils an ihrer Spitze, teils an beliebigen anderen Stellen saugnapfartig verbreitern. Man nennt diese Gebilde wohl am besten Krallen oder Hafter. Im Laufe der Zeit entstehen mehrere mit einander alternierende Wirtel solcher Organe; da sie nachträglich noch ein gelindes Wachstum zeigen, heben sie die primäre Haftscheibe vom Substrat ab. Die Vorgänge erinnern an die adventiven Stelzwurzeln von Zea Mais und an ähnliches. Die sukzessiven Wirtel haben aber, wie Foslie betont, zu den Geweberingen im Stamm (s. unten) keine Beziehungen.

Solche Krallen kehren nun, das sei bereits hier bemerkt, fast in der ganzen Familie der Laminariaceen ebenso wieder wie die primäre Haftscheibe im Jugendstadium. Varianten im einzelnen sind natürlich nicht ausgeschlossen, und besonders treten in derselben Spezies nach Foslie Unterschiede auf, je nachdem die einzelnen Individuen stärker oder schwächer durch Zug in Anspruch genommen werden.

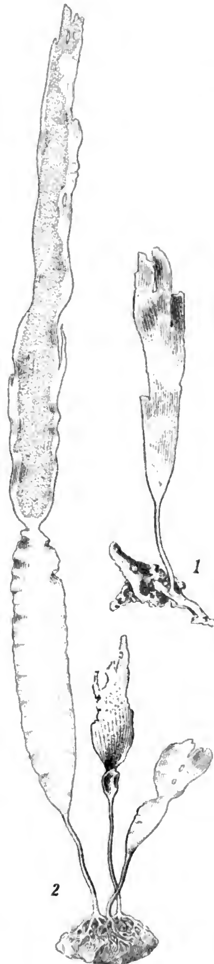


Fig. 257. *1* Keimpflanze einer *Laminaria* (*digitata?*). Orig. *2 Laminaria saccharina*. Orig.

Laminaria saccharina und ihre Verwandten bedürfen jenes festen Anhaltes, weil sie oft erhebliche Dimensionen erreichen. Die eben erwähnte Art z. B. erreicht im Stiel eine Länge von 1—1½ m, in der Laubfläche 2½—3 m; der Stiel der L. longicruris wird sogar 5 m lang, die Spreite mißt 4 m in der Länge und 60 cm in der Breite (nach ROSENVINGE).



Fig. 258 n. BORNET. *Laminaria Rodriguezii* Born.

Der L. saccharina und ihren Verwandten reiht sich BORNET's L. Rodriguezii nebst einigen ähnlichen Formen an, welche KJELLMAN zur Repensgruppe zusammenfaßt. Das Laub ist im wesentlichen dasjenige der „Saccharinen", doch brechen aus der Basis des Stils in unmittelbarer Nähe der Krallen Ausläufer hervor, welche an ihrer Spitze zu neuen Thallomen heranwachsen (Fig. 258).

Die Laminarien der Digitata-Gruppe weichen im Alter von den Jugendformen recht weit ab. Die Spreite wird erheblich breiter als in den vorigen Abteilungen, und schon auf recht jungen Stufen beginnen Risse aufzutreten, welche vom vorderen Rande her die ganze Fläche in Streifen von verschiedener Zahl und Breite zerlegen, die schließlich nur noch an der Basis zusammenhängen (Fig. 259). Die Größenverhältnisse entsprechen im wesentlichen dem oben angegebenen; wir erfahren von 5 m und mehr Höhe, von 8 cm Stammdurchmesser usw. Das Längenverhältnis von Stiel und Spreite zu einander variiert sehr, sogar bei der nämlichen Spezies.

Laubwechsel.

An der Grenze zwischen Stiel und Laub liegt bei allen Laminarien ein interkalarer Vegetationspunkt, welcher zwar schon an den Keimpflanzen bemerkbar wird, aber doch besonders in die Erscheinung tritt, wenn der jährlich sich abspielende Laubwechsel unserer Pflanzen beginnt, der heute kaum noch für eine Art zweifelhaft ist. Über denselben finden sich schon Andeutungen und mehr oder weniger vollständige Angaben bei den oben erwähnten alten Algologen, doch haben erst HARVEY, RUPRECHT, LE JOLIS u. a. die Situation geklärt und neuere Forscher, z. B. FOSLIE, haben noch mancherlei über die weniger studierten Arten hinzugefügt.

Der Beginn des Laubwechsels macht sich dadurch bemerkbar, daß die interkalare Wachstumszone eine energische Tätigkeit entfaltet. Bei Laminaria saccharina, die wir zunächst ins Auge fassen (Fig. 257), entsteht rasch eine teller- oder scheibenförmige Verbreiterung, welche durch eine Einschnürung von der alten Spreite scharf geschieden ist. Letzteres beweist, daß hier genau die Grenze zwischen Stiel und Spreite bevorzugt teilungsfähig ist.

Das Scheibchen wächst immer mehr zu einem lineal-zungenförmigen Gebilde heran, das sich sehr bald als neue Spreite zu erkennen gibt und als solche funktioniert. Das alte Laub wird von den Wogen zerfetzt und bricht endlich an der Einschnürungsstelle ab. Je nach der Meeresbewegung hält es sich längere oder kürzere Zeit.

Lam. Cloustoni le Jol. (L. hyperborea Fosl.) bildet zunächst an der-



Fig. 259. *Laminaria Cloustoni* im Laubwechsel. Orig.

selben Stelle wie L. saccharina eine neue Scheibe, welche (Fig. 259) das alte fingerteilige Laub emporhebt. Aus der jungen Platte, die übrigens häufig arg verkrümmt ist, gehen dann die „Finger“ des Laubes dadurch hervor, daß im apikalen Teile derselben von den Seiten her beginnend Längsspalten auftreten (Fig. 259, links). Diese Spalten verlängern sich besonders gegen die Spitze der jungen Fläche hin und schließlich dringen sie bis an den oberen Rand derselben vor. Dadurch werden natürlich die Fingerlappen an ihrer Spitze frei und wachsen nun selbständig weiter, wie das Fig. 259 leicht ergibt; dabei können sie auch von der Spitze her erneute Längsspaltung erfahren.

Nicht alle Laminarien aber folgen offenbar genau diesem Typus, denn nach Foslie beteiligt sich bei L. flexicaulis le Jol. (L. digitata [L.] Edm.), das oberste Ende des Stieles an der Neubildung des Laubes nicht. Vielmehr ist es hier nur die Basis der alten Blattfläche selber, welche eine erneute Tätigkeit beginnt. Deshalb fehlt häufig bei L. flexicaulis die Einschnürung zwischen der jungen und alten „Blattfläche“. Dieselben gehen bei oberflächlicher Betrachtung direkt in einander über und gaben Veranlassung zu der Meinung, daß solchen Formen der Wechsel des Laubes fehle.

An den nordeuropäischen Küsten findet man die Laminarien im Februar bis März im vollen Laubwechsel. Um diese Zeit zeigten ihn z. B. sowohl Exemplare der Lam. Cloustoni von den Küsten Finmarkens, welche Foslie abbildete, als auch diejenigen, welche von Helgoland stammend in Fig. 257 u. 259 wiedergegeben sind. Auch für L. Rodriguezii aus dem Mittelmeer erwähnt Bornet ähnliches. Danach beginnt der Prozeß im Dez.—Januar und ist im April—Mai im wesentlichen beendet, wenn auch bei der Lam. Rodriguezii, welche sehr tief wächst, das alte Laub noch bis zum Herbst erhalten bleibt. Doch nicht überall und auch nicht von allen Spezies werden dieselben Zeiten eingehalten, Ruprecht meldet z. B., daß im Ochotskischen Meer, in welchem das letzte Eis erst im August zu schwinden pflegt, der Regenerationsprozeß im Juli noch nicht beendet war.

Wie oft sich der Laubwechsel an einem und demselben Individuum im Lauf der Jahre wiederholt, ist ganz unbekannt. Direkte Beobachtungen an Ort und Stelle konnten nicht gemacht werden, und indirekte Bestimmungen scheinen mir fehlzuschlagen. Speziell hat man auf die später noch eingehender zu schildernden jahresringähnlichen Bildungen zurückgegriffen, welche auf dem Querschnitt der Laminarienstiele bemerkt werden. Diese Ringe stehen sicher in einer Beziehung zu dem erheblichen Dickenwachstum, das die fraglichen Organe, die ja ausdauern, erleiden, aber es ist durchaus nicht erwiesen, wie neuerdings wieder Foslie betont, daß jedes Jahr nur einer gebildet wird.

Wir sind demnach auch über das Alter der mächtigen Laminarien im Unklaren. Die einzige Angabe, welche ich finde, ist eine Notiz bei Foslie, wonach 4—5 Jahre vergehen, ehe eine von Laminarien entblößte Stelle wieder mit Exemplaren von etwa 1 m Höhe besiedelt sind.

Ebenso unklar ist es, ob die Krallenwirtel, welche nacheinander entstehen, Jahresperioden einhalten.

Laubwechsel und Fruktifikation stehen natürlich in enger Beziehung, und man kann allgemein festhalten, daß die alten Laubflächen, welche gegen den Herbst hin oder bei Winters Anfang fruktifizierten, im folgenden Frühling abgeworfen werden.

Die Sori überziehen meist in großen unregelmäßig begrenzten Flecken beide Seiten des Laubes, nur in einzelnen Fällen haben sie bestimmtere

Umrisse, z. B. bei L. Rodriguezii liegen zwei fast halbmondförmige Sori symmetrisch an der Basis des alten Laubes.

Als Laminarien mit stark modifizierter Basis resp. mit veränderter Krallenbildung darf man wohl die eigenartige Phyllaria und die Saccorrhiza betrachten.

Phyllaria. Die Keimlinge der Phyllaria (Saccorrhiza) dermatodea le Jol. gleichen im wesentlichen denjenigen von Laminarien, haben aber Haargruben. Sie besitzen wie jene eine Haftscheibe. Unmittelbar über dieser geht nach SETCHELL aus dem Stiel ein Wulst hervor (Fig. 260, *1*), welcher nacheinander zwei Kreise von breiten Krallen gegen das Substrat entsendet (Fig. 260, *2*). Die Krallen greifen glockenartig über die Haftscheibe.

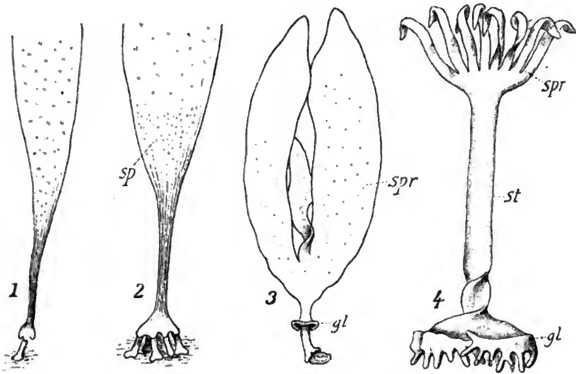


Fig. 260 n. BARBER u. SETCHELL. *1 Phyllaria dermatodea*, junges Exemplar. *2* dies., älteres Exemplar. *sp* die sporangientragenden Regionen. *3 Saccorrhiza bulbosa*, jung. *4* dies., älter. *spr* Spreite. *st* sekundärer Stiel. *gl* Glocke.

Durch die Tätigkeit eines interkalaren Vegetationspunktes wird an der Basis der ursprünglich sehr dünnen Laubfläche derberes lederartiges Gewebe eingeschaltet, welches keine Haargruben mehr führt (Fig. 260, *2*). Auf diesem lederartigen Teile des Laubes entstehen dann die Sporangien.

Saccorrhiza. Noch seltsamer ist Sacc. bulbosa (BARBER, PHILLIPS). Die älteren Keimlinge haben ein zerschlitztes Laub wie die Laminarien. Ein Ringwulst entsteht nach BARBER auch hier (Fig. 260, *3*), jedoch geht derselbe unmittelbar unter der Lamina aus der interkalaren Wachstumszone hervor. Der Wulst wächst später zu einem glockenförmigen Körper heran, der wiederum die primäre Haftscheibe und den unteren Teil des Stieles einschließt. Vom Rande und zum Teil auch von der Oberfläche der Glocke entspringen dann in mehreren Reihen Krallen (Fig. 260, *4*), welche für Festheftung auf dem Substrat sorgen. Ein Teil der Krallen bleibt rudimentär und bedingt in Verbindung mit zahlreichen, oft regelmäßig angeordneten Papillen ein rauhes Aussehen der ganzen Oberfläche. Für die Bildung des Ringwulstes und der „Glocke“ wird indes nicht das ganze interkalare Meristem aufgebraucht, vielmehr wächst der Teil unmittelbar über

dem ersteren bedeutend in die Länge und hebt damit die Spreite weit empor (Fig. 260, *4*). Der so nachträglich entwickelte Stiel ist stark abgeflacht, an seiner Basis ist er schraubig gedreht, und späterhin erscheinen gar noch wellig gekrümmte Flügel an seinen Rändern.

Die Sporangien entstehen auf dem gewellten und gedrehten Stiel und vor allem auf der Außen- und Innenseite der basalen Glocke (s. a. GARDINER). Hierin weicht S. bulbosa unverkennbar scharf von Phyllaria dermatodea ab und nähert sich in gewissem Sinne der Alaria, wie auch BARBER bereits betont. Das Gemeinsame ist die Entstehung der fruktifizierenden Teile direkt aus der interkalaren Teilungszone.

Die S. bulbosa kommt an den englischen, norwegischen usw. Küsten reichlich vor. Sie stellt nach BARBER eine der größten europäischen Algen dar. Die Glocke kann bis zu 30 cm Durchmesser, der Stiel bis 60 cm Länge erreichen, und die Spreite mißt ausgebreitet 2—4 m nach demselben Autor. Dabei ist das Gewächs nach PHILLIPS einjährig. Er fand es im Oktober an den englischen Küsten voll entwickelt, im März waren nur noch die Glocken vorhanden, das Laub war von den Wellen zerrissen.

Die Glocke der Saccorrhiza mag man zunächst als Haftorgan betrachten, das an Stelle der gewöhnlichen Krallen tritt. Es leistet aber zweifellos mehr. Die große Halbkugel widersteht den Stürmen des Winters, indem die Wogen über dieselbe wegrollen wie über einen Steinblock, das betonte schon GREVILLE, und damit ist die Möglichkeit gegeben, im Frühjahr Fortpflanzungsorgane zu produzieren und in ruhigeren Zeiten neue Pflanzen mit Spreite zu erzeugen.

b. Lessonieae.

Die Formen der Lam. digitata führen uns unschwer hinüber zu einer Anzahl von Gattungen, die sich alle durch eine ganz charakteristische Zerspaltung des Laubes auszeichnen. Man könnte sie fast als Schizo-Laminariaceen bezeichnen.

Dictyoneuron. Eine der einfachsten unter ihnen ist wohl Dictyoneuron (Fig. 261). Die Pflanze gleicht noch im Alter und um so mehr vermutlich in der Jugend einer kurzgestielten Laminaria. Die Leisten und Rippen, welche eine Netzzeichnung herbeiführen, sind relativ nebensächlich, wichtig aber ist die Art der Längsspaltung. An der Grenze von Stiel und Spreite tritt nämlich (Fig. 261) ein Riß auf, derselbe setzt sich späterhin nicht bloß nach oben fort, um die ganze Fläche vollends in zwei Teile zu zerlegen, er greift auch ziemlich weit nach abwärts auf den Stiel über und spaltet diesen, doch bleibt die allerunterste Region unberührt. Die Spaltungen können sich in den beiden Teilstücken wiederholen. Die letzteren sind anfänglich noch durch die nicht zerschlitzte Stielbasis verbunden, doch werden sie später durch Zerfall des Verbindungsstückes isoliert; sie heften sich dann selbständig durch Hafter fest, welche aus der Basis der Einzelstiele hervorgehen.

Lessonia. Die Keimpflanzen der berühmten Lessonien haben nach HOOKER und HARVEY die typische Laminarienform mit dem interkalaren Vegetationspunkt. Schon zeitig aber tritt in der Mitte ein Längsspalt auf, der genau wie bei Dictyoneuron sowohl das Laub als auch das obere Ende des Stiels in zwei Hälften teilt; bald wird in jeder Hälfte ein neuer Teilungsriß angelegt, und so resultieren junge Pflanzen, welche in ihrem Habitus an Dictyoneuron oder an den in Fig. 262, *1* wiedergegebenen Macrocystiskeimling so sehr erinnern, daß man sie in der Abbildung einfach

vertauschen kann. Doch dies Stadium geht bald vorüber und wir erhalten dann Pflänzchen, welche auf dichotom verzweigtem Stamm resp. dessen Ästen vier Blätter oder, besser gesagt, zwei Blattpaare tragen (Schema Fig. 262, *2*). Die Ähnlichkeit mit Dictyoneuron liegt auf der Hand, aber



Fig. 261. *Dictyoneuron californicum* n. RUPRECHT.

Fig. 262. *1* Keimpflanze von *Macrocystis* n. GOEBEL. *2* Schema einer jungen Pflanze von *Lessonia*. *3* *Lessonia nigrescens* n. POSTELS u. RUPRECHT. Die Zweige sind etwas anders gelegt als im Original.

auch der Unterschied ist ersichtlich: bei Lessonia werden diejenigen Teile, welche unterhalb der interkalaren Teilungszone liegen, stark entwickelt, bei Dictyoneuron gehen sie zugrunde.

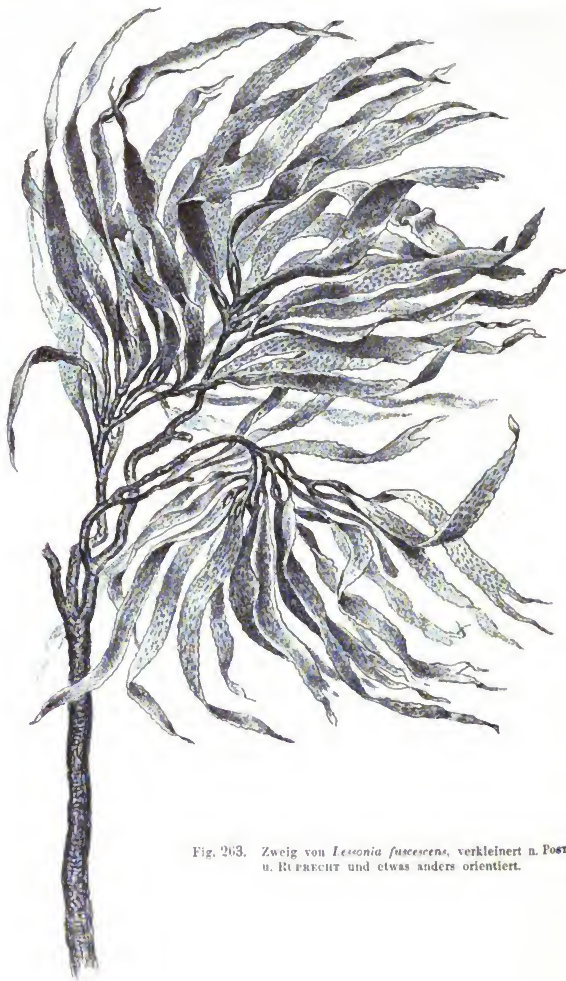


Fig. 263. Zweig von *Lessonia fuscescens*, verkleinert n. POSTELS u. RUPRECHT und etwas anders orientiert.

In jedem der eben beschriebenen Flachsprosse wiederholen sich nun die Längsspaltungen stets in gleicher Weise (Fig. 262, *3*), und so kann eine fast unendliche Zahl von blattartigen Gebilden entstehen, welche einem entsprechenden System dichotomer Äste terminal aufsitzen. Fast selbstverständlich ist (vgl. Fig. 262, *3*), daß sich nicht alle Gabeläste gleich entwickeln, einzelne eilen voraus, andere werden unterdrückt, sterben auch ab usw., deshalb können dann Pflanzen (Fig 263, 264) mit baumartigem Habitus entstehen, bei welchen die Entwickelungsweise der einzelnen Äste nicht mehr auf den ersten Blick sichtbar ist.

Nicht alle Lessonien erreichen diesen Baumhabitus, manche, wie Less. nigrescens (Fig. 262, 3), bleiben relativ klein, die Stiele erfahren keine auffallende Ausgestaltung, bei Less. fuscescens u. a. dagegen erfährt alles, was unterhalb der interkalaren Wachstumszonen sitzt, nicht bloß ein erhebliches Längenwachstum, sondern auch eine bedeutende Verdickung, und so resultieren Bäumchen, welche nach Hooker und Harvey eine Höhe von 3—4 m und im Hauptstamm die Dicke eines Mannsschenkels besitzen (Fig. 264).



Fig. 264. *Lessonia fuscescens.* Habitusbild, verkl. n. Hooker u. Harvey.

Im allgemeinen sind bei den Lessonien jeweils die beiden flachen Schwestersprosse gleich, und alle pflegen zur Sporangienbildung in ihren oberen Teilen befähigt zu sein. McMillan betont aber neuerdings für Less. litoralis (die Reinke in die Gattung Lessoniopsis versetzt), daß hier eine gewisse Differenzierung eingetreten sei. Man findet meist vier durch sukzedane Spaltung gebildete Flachsprosse beisammen. Die beiden äußeren sind breit und tragen Sporangien, die beiden inneren aber sind schmal und steril. Die fertilen Sprosse sind nicht mehr teilungsfähig, Wachstum erfolgt unter Längsspaltung der schmalen, sterilen Elemente. Im einzelnen bedarf die Form wohl noch der Prüfung.

Schon oben wurde betont, daß die Flachsprosse der Lessonien an ihrer Basis ein interkalares Meristem besitzen wie die Laminarien. Dasselbe dürfte auch in puncto Laubwechsel wie das der letztgenannten Gattung wirken. Areschoug wenigstens erwähnt Exemplare der Less. nigrescens, bei welchen derbe, alte „Blätter" jungen, zarten an ihrer Spitze aufsaßen. Das würde an Lam. saccharina, Cloustoni usw. erinnern. Daß andere Lessonien mehr der Lam. flexicaulis usw. in diesem Punkte gleichen, schließe ich aus Harvey-Hooker's Bericht über Less. fuscescens. Hier werden die sporangientragenden Spreiten zerstört, die Reste des alten Blattgewebes werden durch jüngere interkalar gebildete Elemente emporgehoben; eine Einschnürung an der Übergangsstelle ist freilich nicht sichtbar.

In welche Perioden dieser Laubersatz fällt, muß an Ort und Stelle

ebenso untersucht werden, wie etwaige Beziehungen desselben zu den konzentrischen Zonen auf dem Stammquerschnitt. Bei jüngeren Pflanzen freilich sind solche kaum gegeben, denn HARVEY erwähnt, daß die jungen Lessonien schon in wenigen Monaten zu riesiger Größe heranwachsen, aber trotzdem Ringbildung im Stamme zeigen. Nach HARVEY könnten die Ringe zu einer periodischen Laubzerschlitzung in Beziehung stehen, doch ist das nicht erwiesen.



Fig. 265. *Postelsia palmaeformis* n. RUPRECHT. Die Sprosse befinden sich offenbar nicht in ihrer natürlichen Lage.

Pelagophycus.

Pelagophycus ist ein Tang mit nur vier großen, 5—6 m langen „Blättern“, welche auf ziemlich langen, gegabelten Stielen sitzen. Nach ARESCHOUG's Beschreibung ist kein Zweifel, daß Form und Aufbau einem vierblätterigen Keimling von Lessonia entspricht, wie er in Fig. 262, *2* schematisiert wurde. Hierzu kommt noch eine große Schwimmblase, welche eine Erweiterung des primären Stieles darstellt, dicht unter der Stelle, wo die erste Gabelung beginnt. Nach KJELLMAN findet hier eine periodische Erneuerung der einzelnen Laubflächen statt; demnach muß an der Basis einer jeden eine interkalare Bildungszone liegen.

Postelsia.

Auch Postelsia (Figur 265) leitet sich von Lessonia mutmaßlich her. Ein relativ dicker Stamm, der nach RUPRECHT fast in seiner ganzen Länge hohl ist, trägt auf seinem Scheitel in fast büscheliger Anordnung 16 oder 32 blattähnliche Sprosse, welche in einen Stiel verschmälert erscheinen. Diese Flachsprosse werden nach KJELLMAN periodisch erneuert. Eine Betrachtung der Fig. 265 macht es fast unzweifelhaft, daß Postelsia einer Lessonia vergleichbar ist, deren primärer (Haupt-)

Stamm sich stark entwickelt hat, während alle Gabeläste, soweit sie stielartig sind, ungemein kurz bleiben; deshalb sitzen die sog. Blätter in zwei Büscheln nebeneinander der Spitze des Stammes auf. In älteren Exemplaren scheint diese Anordnung verwischt zu sein.

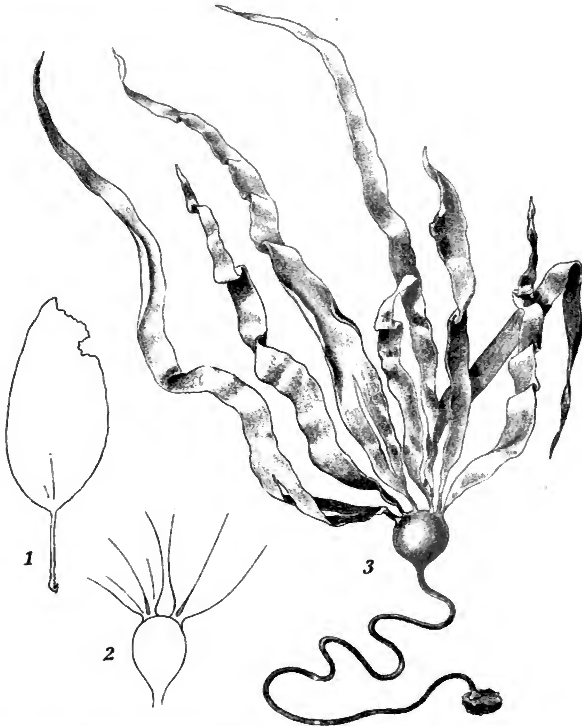


Fig. 266. *Nereocystis Lütkeana* P. u. R. *1* u. *2* junge Stadien n. McMillan. *3* fast erwachsene Pflanze n. Postels u. Ruprecht.

Die riesige Nereocystis läßt sich nach McMillan, welcher ältere Angaben revidierte und erheblich ergänzte, unschwer auf Laminaria resp. Lessonien zurückführen. Die Keimlinge (Fig. 266) der Nereocystis gleichen jungen Laminarien; werden sie etwas älter, so tritt ziemlich genau in der Mitte der Blattfläche ein Längsspalt auf (Fig. 266, *1*), welcher die letztere in zwei Hälften zer- *Nereocystis.*

legt. Diese rücken ein wenig auseinander und werden dann wiederholt längs gespalten; man kann aber immer noch zwei Gruppen von Lappen, entsprechend den beiden primären Blatthälften, erkennen.

Inzwischen ist die Region genau an der Grenze zwischen Stiel und Spreite zu einer großen Schwimmblase aufgeschwollen (Fig. 266, *2*, *3*), welche anfänglich fast kugelig ist, sich später aber umgekehrt keulen- oder retortenartig gestaltet.

McMillan betont, daß nur der erste Längsriß der Lamina bis auf die Schwimmblase herabreicht, die späteren aber nicht bis an die Wand derselben vordringen.

Von einem Laubwechsel ist nichts bekannt; nach einigen Angaben ist die Pflanze sogar einjährig.

McMillan gibt folgende Dimensionen: Gesamtlänge bis zu 100 m, Blatt allein bis 15 m lang, Schwimmblase 15 cm Durchmesser (oben), 2—3 m lang.

Nach der Entwickelungsgeschichte könnte man die Nereocystis fast zu den Laminarieen zählen. Mir scheint aber doch die Ähnlichkeit mit Lessonia größer zu sein.

Macrocystis. Wir wenden uns jetzt zur berühmten Macrocystis, die sich zwar nicht auf den ersten Blick an Lessonia anschließen will, wohl aber durch ihre Keimpflanzen die verwandtschaftlichen Beziehungen kund tut.

Macrocystis pyrifera, die bekannteste Art, wächst nach Harvey und Hooker mit Vorliebe in 15—25 m Tiefe, geht aber gelegentlich auf 70 m hinab. Der Sproß, welcher in summa 200 m Länge erreichen kann, ist in den unteren Regionen kahl und wenigstens an der Basis ziemlich dick, in den oberen dagegen ist er tauartig und mit zahlreichen „Blättern" (Flachsprossen) besetzt. Der kahle Teil steigt schräg zur Wasseroberfläche empor, der beblätterte (Fig. 268) schwimmt auf dieser und zwar mit Hilfe von Schwimmblasen, welche sich an der Basis eines jeden flachen Sprosses finden. Die riesigen schwimmenden und flutenden Oberteile der Algen heben und senken sich mit den Wellen, sie können nach Darwin förmlich als Wellenbrecher fungieren.

Die flutenden Sprosse stellen nur die Assimilationsorgane dar, Fortpflanzungsorgane tragen sie nicht, diese finden sich auf den kurzen gabeligen Trieben, welche (Fig. 268) die Basis der Pflanze umgeben (s. a. Smith und Whitting). Sie sind also der Brandung entzogen und in die ruhigeren Zonen des Wassers resp. der Pflanze verlegt.

Nicht alle Macrocystis-Arten haben so riesige Dimensionen, M. angustifolia z. B. (Fig. 267) ist weit kleiner, und an jüngeren Exemplaren derselben läßt sich auch der Aufbau unseres Tanges leicht verfolgen. Da sieht man dann zunächst, daß alle Seitenglieder einreihig an der Mutterachse sitzen und höchstens durch sekundäre Verschiebungen aus der Verzweigungsebene herausgedrängt werden.

Als Seitenorgane fungieren die schon erwähnten schmalen, oft netzig gezeichneten und gesägten Flachsprosse (Fig. 267) mit der großen blasigen Aufschwellung an ihrer Basis. Sie sind mit der Hauptachse durch einen biegsamen Stiel verkettet.

Verfolgt man den Hauptsproß bis zur Spitze, so findet man hier das fahnenartige Endstück (Fig. 267, *2*), von dem alle Neubildung ausgeht. Schon Meyen beschrieb dasselbe, später haben sich Agardh, Harvey, Will, Rosenthal, Goebel u. a. mit ihm befaßt.

Dort wo sich die Hauptachse in das Endstück fortsetzt, ist die Kante des letzteren ziemlich dick, das Ganze wird aber nach dem entgegengesetzten Rande hin wesentlich dünner. Die eigentliche Wachstumszone liegt inter-

kalar bei *v* Fig. 267, 2; von ihr geht die Vergrößerung der Endfahne aus, und zugleich entstehen in ihr, nur wenig gegen die Kante geneigt, kurze

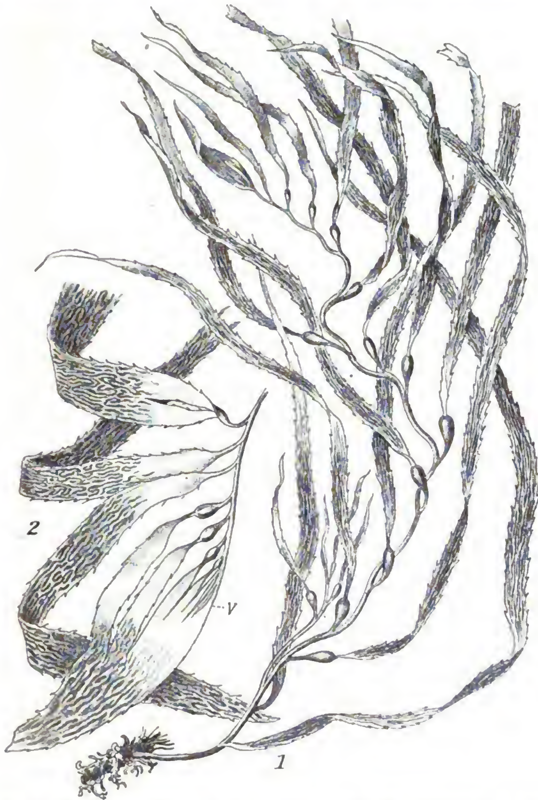


Fig. 267 n. Postels u. Ruprecht. *1* ganze Pflanze von *Macrocystis angustifolia.* *2* Endstück von *Macrocystis pyrifera.* *v* interkalare Wachstumszone.

Spalten. In dem Maße, als diese sich gegen die dünnere Seite der „Fahne“ ausbreiten und sich erweitern, werden die zukünftigen Flachsprosse herausmodelliert. Die zwischen den Spalten liegenden Gewebekomplexe runden sich

an ihrer Basis ab und schwellen dann zu großen Schwimmblasen auf, an der Spitze dagegen bleiben sie flach und erhalten Leisten usw., welche die

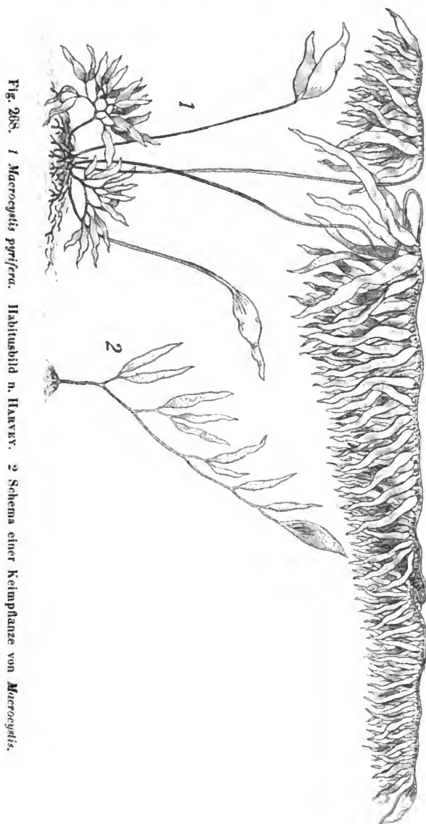


Fig. 268. *1 Macrocystis pyrifera.* Habitusbild n. HARVEY. 2 Schema einer Keimpflanze von *Macrocystis.*

bekannten Runzeln begrenzen. Erst ziemlich spät wird die Spitze des Flachsprosses von der End-Fahne losgeschnitten. Dann wächst das ganze Organ noch an seiner Basis weiter, bis es etwa die Länge von 2 m erreicht

hat. In dieser Form dauert es längere Zeit aus; schließlich bricht es — wohl infolge der Wellenbewegung — unmittelbar über der Schwimmblase ab.

Die Verlängerung des Hauptsprosses findet, abgesehen von der Tätigkeit der eigentlichen Vegetationszone, dadurch statt, daß die zwischen den jungen Flachsprossen liegenden Achsenstücke sich erheblich strecken und internodienartig werden.

Eine Verzweigung der Langtriebe ist nicht häufig, sie kann aber, soweit ich sehe, dadurch erfolgen, daß eine Flachsproßanlage nicht völlig in den Dauerzustand übergeht, sondern sich zu einem Gebilde umgestaltet, das der Endfahne ähnlich ist und wie diese funktioniert.

Daß nun die Macrocystis nur eine im Wachstum modifizierte Lessonia ist, tun die Keimpflanzen dar, die schon von den älteren Autoren erwähnt und neuerdings besonders von Goebel besprochen worden sind. (Die Notizen von Skotsberg sind mir nicht zugänglich.) Wir bildeten in Fig. 262, *1* eine solche ab, und alle, auch die neusten Angaben von Reinke, stimmen darin überein, daß sie prinzipiell von denen der Lessonia nicht abweicht.

Wie freilich die Entwickelung dieser Jugendstadien weitergeht, ist im einzelnen nicht so ganz klar. Was Agardh, Will, Rosenthal und Goebel über die Sache sagen, beruht zum Teil auf Kombinationen und nicht allein auf Beobachtungen. Immerhin kann man sich unter Hinzuziehung von Postel's und Ruprecht's Bildern und unter Verfolgung der Zweigbildungen das Schema konstruieren, das ich in Fig. 268, *2* aufgestellt habe; es lehnt sich besonders an Goebel an. Danach würden die Gabeläste, die sich bei jungen und alten Lessonien gleich entwickeln, bei Macrocystiskeimlingen eine einseitige Förderung erfahren; die nach auswärts gekehrten würden jeweils längere Stiele erhalten und sich auch reicher verzweigen, endlich würde der stärkst entwickelte Gabelsproß die Spalten nicht mehr in der Mitte seiner Fläche, sondern innen, seitlich bilden, und damit wäre dann die Konfiguration des bekannten Endfähnchens erreicht.

Wir ließen im Schema sich nur den einen Gabelsproß einseitig entwickeln, der andere kann das natürlich ebenso tun, so daß aus einer Keimpflanze sicher mehrere Langtriebe hervorgehen können. Ferner ist nicht ausgeschlossen, daß die unteren, seitwärts gedrängten Äste sich noch viel weiter durch einfache Gabelung verzweigen, und wenn das der Fall, dann liefern sie wohl die fruktifizierenden Sprosse an der Basis der Pflanze, die wir bereits erwähnten und die auch Harvey so deutlich zeichnet (Fig. 268, 1).

Der aufrechte, verzweigte Stamm von Thalassiophyllum (bis 1 m hoch) trägt an den Enden der Äste spiralig-trichterig eingerollte Laubflächen, welche reichlich mit Löchern versehen sind (Fig. 269). *Thalassiophyllum.*

Man stellt die Pflanze wegen der Löcher gern in die Verwandtschaft von Agarum, allein ein genaueres Studium derselben, welches Rosenthal unternahm, weist noch viel mehr auf Macrocystis hin, obgleich auch mit ihr kaum eine direkte Verwandtschaft besteht. Rollt man nämlich eine der „Düten“ auf (Fig. 270, *1*), so erkennt man alsbald, daß der ganze Innenrand den Vegetationspunkt ausmacht, und die in Reihen sauber orientierten Löcher veranschaulichen ohne weiteres den Verlauf des Wachstums. Man sieht sofort aus der Entfernung der letzteren, wo das ausgiebigste Wachstum statthaben müsse, ich meine, das bedürfe keines weiteren Kommentars. Es liegt nahe, die Lochreihen des Thalassiophyllum mit den Spalten von Macrocystis in Parallele zu setzen. Allein das ist wohl deshalb nicht unbedenklich, weil die Entstehung beider ganz verschieden ist.

Die in Fig. 270, *1* mit *v* bezeichnete wachstumsfähige Zone geht nach unten hin in die Stammspitze (*s*) über, die bei der Aufrollung umgebogen wurde; in natura steht diese, wie leicht ersichtlich, in annähernd gerader Verlängerung

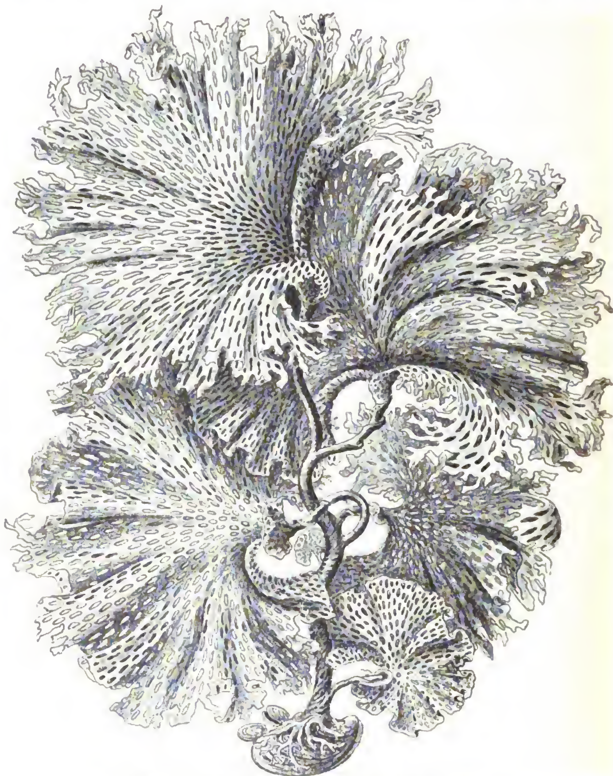


Fig. 269. *Thalassiophyllum Clathrus* n. POSTELS u. RUPRECHT.

der älteren Stammteile; man braucht sich nur unter Berücksichtigung der Fig. 269 das Ganze in die normale Lage zurückgerollt denken und erkennt dann auch leicht, daß die Verlängerung des Stammes dort vor sich gehen müsse, wo er in den Vegetationspunkt der gerollten Fläche übergeht.

Die Ähnlichkeit im Verhalten der Vegetationszonen von Macrocystis und Thalassiophyllum ist deutlich, man braucht nur zu überlegen, wie eine Macrocystis aussehen würde, deren Endfahne man um den Vegetationspunkt zu einer Düte zusammengedreht hätte.

Die älteren Teile des Thallus, welche aus den inneren jüngeren gleichsam herausgeschraubt wurden, sterben später ab und hinterlassen am Stamm nur einige schraubig angeordnete Reste.

Die Verzweigung ist nach ROSENTHAL eine adventive, die Äste gehen aus dem unteren Rande von älteren Thalluslöchern hervor, welche in unmittelbarer Nähe des Stammes gelegen sind. Hier bildet sich ein eingerollter Vegetationspunkt, der nun einen Zweig produziert (Fig. 270, *2 v'*).

Von einem Laubwechsel kann bei einer derartigen Wachstumsweise wohl kaum die Rede sein, ob aber der interkalare Zuwachs etwa periodisch erfolge, darüber ist nichts bekannt, ebensowenig über die Beziehungen der Ringe des Stammes zu einer etwaigen Wachstumsperiode.

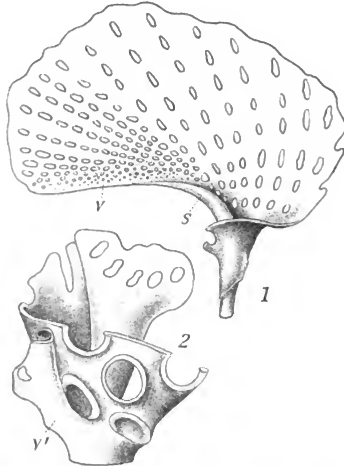


Fig. 270. *Thalassiophyllum Clathrus* n. ROSENTHAL. *1* Ende eines Sprosses, abgewickelt. *v* Wachstumszone. *s* Sproßende. *2* Stück des schraubig gewundenen Laubes, bei *v'* ein Adventivast.

Das Verständnis für den Aufbau von Thalassiophyllum eröffnen vielleicht die Gattungen Hedophyllum und Arthrothamnus, von welchen YENDŌ ganz neuerdings einige Bilder und eine leider recht kurze Beschreibung gab. Danach sind die jungen Pflanzen dieser interessanten Gattungen Laminaria-ähnlich. Die Laubfläche wird zunächst einmal längsgespalten, wie bei einer jungen Lessonia, einem Dictyoneuron usw. Nun entstehen in der interkalaren Wachstumszone an den auswärts gekehrten Rändern der beiden Spreitenhälften flügelartige Verbreiterungen, und indem diese stärker in die Fläche wachsen als die nach innen gelegenen Teile, welche sich verdicken, resultiert die dütenartige Einrollung, und aus solchem Befund ergibt sich wieder ein Anklang, wenn nicht an Macrocystis, so doch an Lessonia usw.

c. Costatae (Agareae).

Schon bei manchen Laminarien vom Habitus der L. saccharina ist zu konstatieren, daß die Mitte der Laubfläche von den seitlichen Teilen in ihrem Verhalten etwas abweicht, z. B. bleibt bei Lam. gyrata Kjellm. ein mittlerer Längsstreifen frei von den Sori. Solche Vorkommnisse liefern,

wie mir scheint, den Übergang einerseits zu Gattungen wie Cymathere und Costaria, bei welchen durch Faltung usw. mehrere Längsrippen gebildet werden, andererseits zu Agarum und seinen Verwandten.

Agarum.

Die Vertreter der letzten Gattung haben (Fig. 271) bei einer Höhe von etwa 1 m im Maximum den Habitus breiter Laminarien, doch pflegt der Stiel sehr kurz zu sein. Eine Mittelrippe durchzieht die ganze Laubfläche der Länge nach. Das Auffälligste an der Pflanze aber ist die Durchlöcherung des Thallus mit Öffnungen, welche wohl 1 cm und mehr erreichen mögen. Wir werden unten noch sehen, daß es sich bei der Lochbildung um eine partielle Zerstörung des Gewebes handelt.

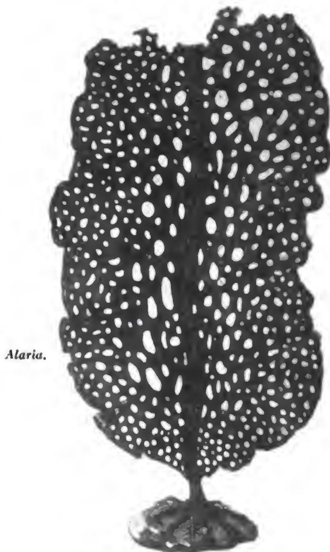


Fig. 271. *Agarum Turneri.* Orig.

An den jüngsten Keimlingen fand Humphrey die Löcher nicht, sie treten erst auf, wenn die Laubfläche eine Länge von 3—4 cm erreicht hat.

Am Übergange des Stieles in die Spreite liegt die übliche Wachstumszone. Ein eigentlicher Laubwechsel ist nicht beobachtet, Humphrey schließt aber aus der gedrängten Stellung der Löcher an der Laubbasis und der Neubildung derselben am gleichen Orte, daß ein kontinuierlicher, interkalarer Zuwachs für Agarum gegeben sei.

Alaria.

Alaria (bis 18 m hoch) zeigt im ausgewachsenen Zustand auf mäßig langem Stiel eine Endlamina, welche, an sich meist ziemlich zart, von einer äußerst kräftigen Mittelrippe durchzogen wird (Fig. 272). Am oberen Teil des Stieles brechen zahlreiche, meist dicke, aber schmale, zungenförmige Seitensprosse hervor, welche die Sporangien tragen (Sporophylle). Dies Aussehen hat die Pflanze nach Areschoug und Wille an den norwegischen Küsten im Frühjahr. Im Laufe des Sommers und Herbstes aber wird das Laub nicht bloß quer zerschlitzt wie ein Musablatt, sondern die Wogen reißen häufig alles weg bis auf die Mittelrippe, und schließlich kann auch sie zum Teil verschwinden. Es bleibt also fast nichts als der Stiel mit dem untersten Teil der Spreite und die sog. Sporophylle übrig. Im Laufe des Winters aber tritt der interkalare Vegetationspunkt, der auch hier nicht fehlt, in Tätigkeit und erzeugt eine neue Spreite, welche im Februar-März bereits annähernd entwickelt ist.

Hand in Hand mit der Ausbildung der Laubfläche geht die Entstehung neuer Sporophylle über den alten. Letztere brechen erst ziemlich spät ab und hinterlassen nur eine kleine Narbe.

Ob mit gleicher Regelmäßigkeit an allen Küsten die Alarien das Laub erneuern, muß dahingestellt bleiben. Phillips behauptet auf Grund seiner

Beobachtungen an englischen Küsten, daß Alaria esculenta kontinuierlich wachse. Es sind demnach erneute Angaben abzuwarten. Möglich, daß die Meinungsdifferenzen sich in ähnlicher Weise aufklären wie bei Laminaria flexicaulis. Es tritt nämlich auch bei Alaria, soweit ich sehe, niemals eine Einschnürung zwischen altem und jungem Laub auf, ersteres bricht demnach auch nicht plötzlich ab, sondern wird langsam, früher oder später, zerrissen.

Die Sporangien bilden sich auf den Sporophyllen von Alaria esculenta nach KJELLMAN im nördlichen Norwegen während des Juli und August. Doch gibt er für andere Arten auch andere Daten, z. B. produzierte Al. grandifolia sowohl im Januar-Dezember, als auch im Juli-September vor Spitzbergen Sporangien. Letzteres ist kaum befremdlich, da die Sporophylle weit länger erhalten bleiben als die assimilierende Laubfläche. Auch nach Entfernung der letzteren funktionieren die meistens sehr dicken Organe weiter, weil sie reichlich Reservestoffe enthalten, welche dann in die Sporangien einwandern.

Den Alarien reiht sich die Gattung Ulopteryx an. Das fiederteilige Laub hat eine Mittelrippe, der Stiel produziert auf seinen Kanten stark gewellte, flügelartige Verbreiterungen, welche die Sporangien tragen.

Ferner sind als Verwandte zu erwähnen Ecklonia und Eisenia, schließlich gehört auch Pterygophora, von RUPRECHT beschrieben, von MC MILLAN genauer studiert, hierher. Das Ganze gleicht scheinbar einem riesigen, unpaarig gefiederten Blatte, bei welchem die Endfieder nicht größer ist als die Seitenfiedern. Tatsächlich liegt ein Alaria-artiges Gebilde vor, bei welchem die gerippte Endlamina relativ klein, die Sporophylle groß (so groß wie die Lamina) sind. Die Jugendstufen gleichen den Laminarien fast auf ein Haar.

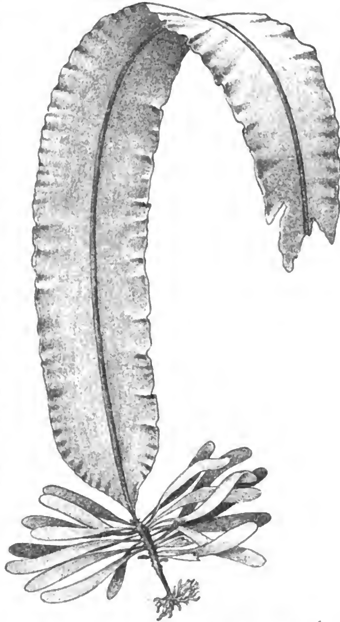


Fig. 272. *Alaria oblonga* n. Kjellman; verkleinert.

Ist Macrocystis die höchstentwickelte Gattung unter den Spaltlaminarien, so stellt Egregia das Endglied der Costata-Reihe dar. Sie wird durch Alaria, aber auch fast nur durch diese, unschwer verständlich. ARESCHOUG hat die erwachsene Pflanze richtig beschrieben, RUPRECHT gab *Egregia.*

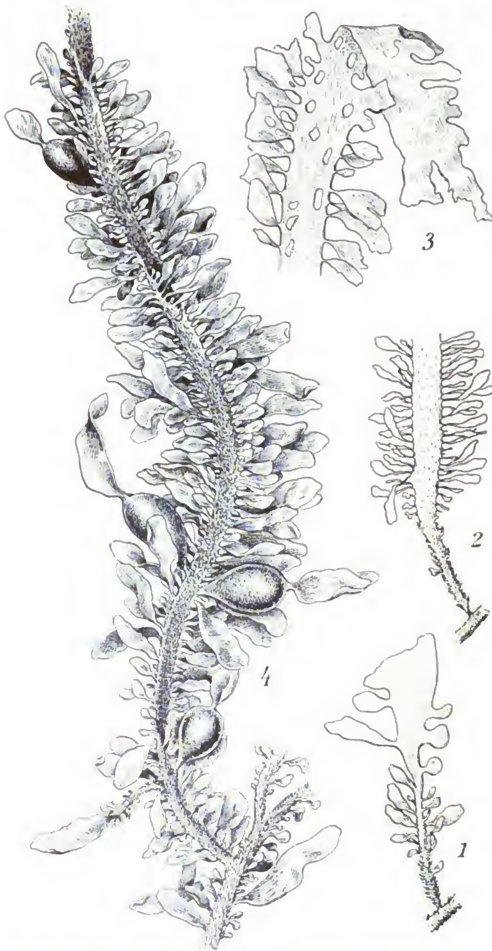


Fig. 273. *Egregia Menziesii* n. REINKE u. RUPRECHT. *1* junger Langtrieb (Seitensproß). *2* unteres, *3* oberes Ende eines älteren Langtriebes. *4* unteres Stück eines erwachsenen Langtriebes.

eine gute Abbildung, Setchell und Ramaley lieferten einige Notizen, Reinke bildete die Keimpflanzen ab und beschrieb auch kurz den ganzen Aufbau. Trotzdem fehlt noch manches in der Kenntnis gerade dieser interessanten Alge.

Der erwachsene Tang besitzt verzweigte Langtriebe, welche an der Basis gerundet, im übrigen aber bandartig abgeflacht sind. Die bis 10 m langen Bänder tragen an den Kanten zahllose Kurztriebe (Fig. 273, *4*), von denen die Mehrzahl flach zungenförmig ist und allein der Assimilation dient. Eine Anzahl von den letzteren schwillt an seiner Basis zu großen Schwimmblasen auf (Fig. 273, *4*). Außerdem kommen, soweit ich sehe, in anderen Regionen der Langtriebe fädig verzweigte Sprosse auf den Kanten vor, über deren Funktion sich vorläufig kaum ein Forscher im reinen ist. Schließlich sind, auch kantenständig, besondere Sporophylle gegeben, welche gerippt sind und die Sporangien zwischen den Rippen tragen.

Alle diese Sprosse sind, das ist kaum zweifelhaft, den Sporophyllen der Alaria gleichwertig, und man kann wohl behaupten, es liege in der Egregia (ganz ähnlich wie bei Pterygophora) eine Alaria vor, bei welcher die Spreite der letzteren Art klein, die interkalare, Seitenorgane zeugende Region aber fast ins Ungemessene verlängert ist.

Das bestätigen Reinke's Keimpflanzen und die Langtriebseitenäste, die wir bislang noch nicht erwähnten, um die Sache nicht zu komplizieren. An Stelle der assimilierenden Kurztriebe entwickeln sich nämlich vereinzelte (Fig. 273, *4*, unten links), andauernd wachsende Seitensprosse, die in ihren ersten Stufen, wie so häufig, von Keimlingen kaum verschieden sind. Die jungen Langtriebe weichen im allerersten Stadium, wie auch die Keimpflanzen, von einer Laminaria kaum ab, später aber beginnen am Oberende (Fig. 273, *1*) fiederige Ausbuchtungen bemerkbar zu werden und gleichzeitig sprossen an der Basis zungenförmige Assimilatoren hervor (Fig. 273, *1*). Das wäre ungefähr ein Alariastadium. Wenn jetzt die interkalare Wachstumszone tätig ist, rückt die gefiederte Spreite ständig vor. Um die Sache vollends verständlich zu machen, bedarf es nur noch des Hinweises auf die Figur. Fig. 273, *3* stellt das Ober-, Fig. 273, *2* das Unterende eines solchen intercalar verlängerten Langtriebes dar. In Fig. 273, *1* fehlt das Oberstück.

Anatomie.

Der histologische Aufbau der Laminariaceen ist ein ziemlich komplizierter. Seit Kützing, Ruprecht, Schultz u. a. ist er von Reinke, Grabendörfer, Wille, Will, Rosenthal, Humphrey, Setchell, Mc Millan, Guignard studiert und in seinen wesentlichen Zügen klargelegt worden. Im einzelnen freilich herrscht noch viel Unklarheit, die auch nicht abgenommen hat, seit Wille eine physiologische Nomenklatur einzuführen versuchte. Ich vermag diesem Vorgehen schon aus allgemeinen Gründen nicht zu folgen und glaube zudem, daß bezüglich der Phaeophyceen besondere Bedenken vorliegen; werden wir doch sehen, daß die sog. Hyphen bei Fucaceen und Laminariaceen genau den gleichen Ursprung, aber durchaus nicht immer dieselbe Funktion haben.

Ganz unmöglich ist es gerade hier, alle die zahlreichen Einzelangaben zu diskutieren und zu erörtern, wie weit sie harmonieren und wie weit nicht. Ich glaube das Wichtigste richtig zusammengestellt zu haben, nachdem ich manches noch an Laminariapräparaten Ed. Gruber's revidiert hatte.

Bei allen Gattungen stimmt der innere Bau in den Hauptzügen überein. Etwas abweichend von anderen Autoren unterscheiden wir zunächst

Rinde und Zentralkörper. Die Rinde besteht aus annähernd isodiametrischen Zellen, der Zentralkörper dagegen baut sich aus zwar verschiedenen, aber doch immer langgestreckten Zellen auf; unter diesen fallen die mittleren durch unregelmäßigen Verlauf, Auflockerung usw. auf, wir nennen sie Mark (Füllgewebe). Fig. 274 oder 277 geben ungefähr ein Bild von diesen Verhältnissen, zeigen aber auch, daß eine scharfe Scheidung zwischen den Gewebekomplexen nicht zu treffen ist, das ist deshalb unmöglich, weil Rindenelemente sich im Laufe der Entwickelung zu Zentralkörpergewebe umwandeln.

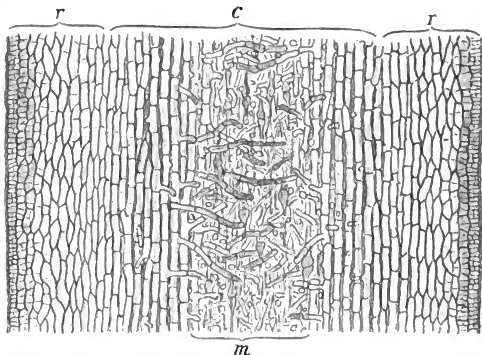


Fig. 274. Präp. GRUBER. Längsschnitt durch den Stiel eines *Laminaria*-Keimlings (ca. 20 cm hoch). *r* Rinde. *c* Zentralkörper. *m* Mark.

Betrachten wir die Dinge etwas eingehender, so gibt uns ein Längsschnitt durch die wachsende Zone, etwa von Macrocystis (Fig. 275, *1*—*5*), wohl die beste Auskunft.

Die Rinde enthält speziell in ihren äußersten Zellen zahlreiche Chromatophoren, und daraufhin könnte man sie mit WILLE als Assimilationsgewebe bezeichnen, allein das ist deshalb kaum ratsam, weil eben diese Rinde auch als Meristem tätig ist. Von ihr geht nämlich fast alle Vermehrung der Zellelemente und damit auch ein eventuelles Dickenwachstum aus.

Speziell in der äußersten epidermisähnlichen Zelllage treten (Fig. 275, *1*) zahlreiche tangentiale und, mehr oder weniger reichlich, auch radiale Teilungen auf. So werden den alten neue Elemente angefügt, und diese vergrößern sich in dem Maße, als sie nach innen rücken.

Zunächst besteht die Vergrößerung in allseitigem Wachstum, später aber beginnen die Rindenzellen sich in die Länge zu strecken und werden damit zu Elementen des Zentralkörpers (Fig. 275, *2*, *3*). Letztere erhalten jedoch gegen die Mitte hin wiederum ein differentes Aussehen. Zunächst erscheinen ihre Wände erheblich verdickt, sodann treten dünne, unverdickte Querwände auf (Fig. 275, *3*), und weiterhin verfolgen wir, wie die gestreckten Zellen sich in ihren Längswänden allmählich von einander

lösen. Das geschieht durch Verquellung und Verschleimung der Mittellamellen. Schließlich entsteht soviel Schleim, daß die gestreckten Zellen

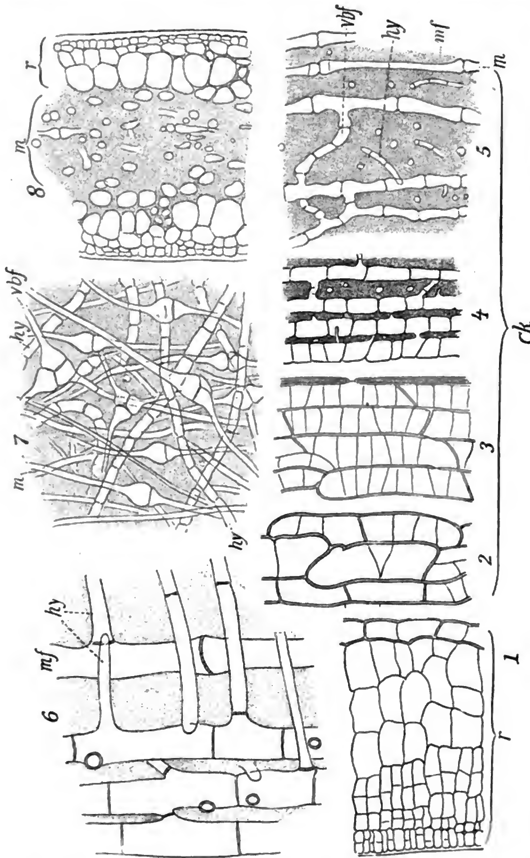


Fig. 275. Gewebe der Laminariaceen. *1—5* Rinde (*r*). Zentralkörper (*ck*), Mark (*m*) aus der Wachstumszone von *Macrocystis*; dargestellt in Stücken eines mittleren Längsschnittes n. Rosenthal. *6* Radialschnitt durch das Mark von *Alaria* n. Wille. *7* Längsschnitt durch das Mark von *Laminaria*; Präp. Gruber. *8* Querschnitt durch das Laub von *Laminaria saccharina* n. Wille. *m* Mark. *r* Rinde. *mf* Markfäden. *vbf* Verbindungsfäden. *hy* Hyphen.

weit von einander entfernt erscheinen (Fig. 275, *4*, *5*). Solche Gewebeelemente bilden dann das Mark (s. oben).

Die längsverlaufenden Markzellen liegen aber nicht isoliert, sie sind vielmehr durch Queranastomosen miteinander verbunden. Wie solche entstehen, ergibt eine Betrachtung der Figur. In den äußeren Zellen des Zentralkörpers ist die dicke Membran von Tüpfeln durchsetzt, welche nach Wille vorzugsweise eine radiäre Verbindung herstellen, während die tangentiale beschränkt ist. Bei Verschleimung und Trennung der Längsmembran bleibt an den Tüpfeln die Membran dünn (Fig. 275, *3*), und der Zusammenhang wird dauernd gewahrt. Das ist möglich, weil an den fraglichen Stellen die Zellwände der ursprünglich benachbarten Zellen stark wachsen. So entsteht zunächst ein Kanal, welcher durch die Tüpfelmembran geschlossen ist. Später aber, wenn die Zellen sehr weit auseinander geschoben werden, treten in diesem Kanal Querwände auf, sodaß nunmehr oft eine ganze Zellreihe (Verbindungsfaden) zwei Längszellen verbindet (*vbf* Fig. 275, *5*).

Im Mark kommt aber noch ein anderes Gewebeelement hinzu, nämlich die seit Reinke als Hyphen bezeichneten Gebilde. Wenn die Markzellen durch Schleim getrennt werden, bemerkt man auch bald, daß beliebige Stellen (Fig. 275, *5*, *6*) ihrer Wandung sich vorwölben und zu langen Fäden auswachsen, welche durch Querwände gegliedert sind. Diese Hyphen richten sich bei den Laminarien vielfach quer, verschmähen aber einen Längsverlauf keineswegs. Da sie sich stark verzweigen, durchwuchern sie vielfach die ganzen Schleimmassen und schließen damit die Markzellen in ein mehr oder weniger dichtes Geflecht ein, oft so dicht, daß alles pseudoparenchymatisch erscheint. Da auch Markzellen und Querverbindungen nicht überall einen geraden Verlauf beibehalten, sondern häufig ganz unregelmäßig gekrümmt und verbogen werden, präsentiert sich nicht selten das Mark als ein fast unentwirrbarer Knäuel von Fäden (Fig. 275, 7).

Hyphen, Querverbindungen und Markzellen sind, wie vorstehende Erörterung klarlegt, nach ihrer Entstehung durchaus verschieden. Auch im fertigen Zustande sind sie zwar nicht immer und nicht bei allen Gattungen, aber doch in der Regel unterscheidbar. Die Hyphen sind gewöhnlich dünner als die anderen Gewebeelemente, sie besitzen auch meistens kürzere Zellen als die Markfäden und Querverbindungen. Bei beiden letzteren sind die Einzelzellen oft lang gestreckt, man könnte fast sagen gezerrt, demgemäß sind sie in der Mitte stark verschmälert, an den festen Querwänden aber verbreitert, ja aufgeblasen (Fig. 275, *7*). Sie scheinen mir das darzustellen, was die Amerikaner „Trumpet-hyphae“ nennen.

Übergangsstadien von Hyphen zu den anderen Zellen scheinen nun freilich nicht ganz ausgeschlossen zu sein. Speziell gibt Setchell an, daß zerrissene Querverbindungen zu Hyphen auswachsen können. Auch sonst scheint es nicht ausgeschlossen, daß Hyphen den Markfäden ähnlich werden. Das ändert an der heterogenen Entstehung beider nichts.

Eine solche glaubte ich aber betonen zu müssen, weil in der Literatur die Bezeichnungen arg durcheinander gehen, das ergibt sich schon aus der oben erwähnten Bezeichnung der Markzellen als Trumpet-hyphae; so sehr der erste Teil des Wortes zusagt, so sehr ist der zweite zu beanstanden. Im übrigen diskutiere ich, wie gesagt, nicht alle Abweichungen, erwähne nur noch, daß Wille von Verbindungshyphen redet. Er gibt an, daß echte Hyphen mit Markzellen nachträgliche Anastomosen eingehen können. Ohne die Möglichkeit solcher Vorgänge leugnen zu wollen, muß ich doch betonen, daß ich weder in Wille's noch in anderer Autoren Untersuchungen einen exakten Beweis für das Vorhandensein derselben finden kann, und so vermeide ich vorläufig auch dieses Wort, das ohnehin leicht mit den Querverbindungen verwechselt werden kann.

In den von uns zunächst ins Auge gefaßten Wachstumszonen, besonders in derjenigen von Macrocystis, sind die verschiedenen Elemente, namentlich die des Markes, oft recht weit auseinander gezogen und damit zur Demonstration geeignet; das ist aber nicht immer so, und z. B. in jungen Laminariastielen schließt alles weit fester aneinander, so wie das Fig. 274 wiedergibt. Die Zellen als solche bleiben dieselben.

Den Querschnitt solcher und ähnlicher Organe kann man sich nach dem Gesagten wohl unschwer vorstellen; zudem gibt Fig. 276 dafür einen gewissen Anhalt. Im Zentrum des Ganzen erkennt man die Markfäden (*mf*), umflochten und verwoben durch zahllose Hyphen (*hy*). Diese dringen auch vereinzelt zwischen das feste, ziemlich dickwandige Gewebe des Zentralkörpers ein. Das Rindengewebe, welches letzteren umgibt, wurde in Fig. 276 nicht gezeichnet; es erscheint natürlich im Querschnitt genau wie im Längsschnitt (Fig. 274, 275, *1*).

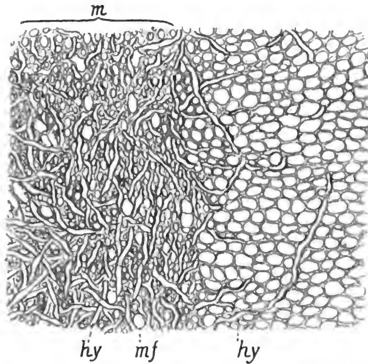


Fig. 276. Präp. GRUBER. Stück des Querschnittes aus dem Stiel einer jungen *Laminaria*. *m* Mark. *mf* Markfäden. *hy* Hyphen.

Das ist im wesentlichen die Anordnung der Elemente in der interkalaren Wachstumszone und in jungen Stielen. Im Spreitenteil kehrt alles in etwas vereinfachter Form wieder. Der feste, dickwandige Teil des Zentralkörpers, wie ihn die in Fig. 275, *2* u. *3* gezeichneten Komplexe repräsentieren, ist gewöhnlich nicht entwickelt, man bemerkt nur Rinde und Mark (Fig. 275, *8*). Die Markzellen samt ihren Verbindungsfäden sind besonders parallel zur Laubfläche weit auseinander gezerrt und durch Schleim getrennt. Hyphen treten nur in geringem Umfange auf. Auch alle inneren Zellen führen noch Chromatophoren. Die Rinde pflegt nur aus wenigen Zellagen zu bestehen (Fig. 275, *8*), ja in dünnen Spreiten findet sich beiderseits nur eine Lage kleiner epidermisähnlicher Zellen und darunter eine einzige großzellige Rindenschicht.

Wie entwickeln sich nun die geschilderten Gewebeformen aus den embryonalen Stadien unserer Pflanzen? Leider wissen wir über die ersten Keimungsstufen sehr wenig, nur aus den Abbildungen THURET's und den Angaben SETCHELL's geht hervor, daß bei Saccorrhiza, vermutlich auch bei anderen Formen, sehr rasch eine aus einer Zellschicht bestehende Lamina gebildet wird, getragen von einem Stiel, den anfänglich auch nur eine Zellreihe zusammensetzt. Bald freilich wird der letztere fest und vielzellig. Man kann dann auch unschwer die Rinde von den gestreckten Zellen des Zentralkörpers unterscheiden. Ein Mark fand Mc MILLAN an den jungen Pflanzen von Phyllaria dermatodea noch nicht

entwickelt, ebenso vermißte HUMPHREY dasselbe bei Agarum, REINKE bei Laminaria, und in GRUBER's Präparaten fehlt dasselbe noch an Exemplaren der Laminaria Cloustoni (?), welche eine Höhe von 5 cm haben; erst an Keimlingen von etwa 10 cm Länge tritt dasselbe in geringem Umfange auf, um sich später allerdings erheblich in der oben skizzierten Weise (durch weitgehende Trennung der inneren Zentralkörperzellen von einander und durch Einwachsen von Hyphen) zu vermehren.

So mag ungefähr das Stadium erreicht werden, das wir in Fig. 274 zeichneten. Ähnliche Stufen sind in der interkalaren Bildungszone, wie wir sahen, gegeben. Revidieren wir nun aber die Regionen unterhalb derselben, so bemerken wir schon gar nicht fern von ihr bei den meisten Laminariaceen ein sekundäres Dickenwachstum. Solches führt dann schließlich zur Bildung jener dicken Stämme, von welchen wir oben sprachen.

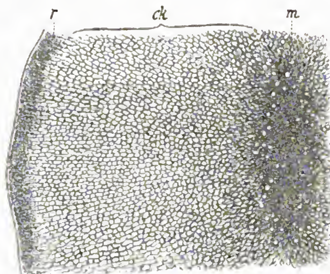


Fig. 277 *A*. Orig. n. Präp. GRUBER. Querschnitt durch den Stiel einer jungen *Laminaria*. *r* Rinde. *ck* Zentralkörper. *m* Mark.



Fig. 277 *B*. Orig. n. Präp. GRUBER. Querschnitt durch den Stiel einer älteren *Laminaria*. *r* Rinde. *schl* Schleimgänge. *rgz* Ringzonen. *m* Mark.

Halten wir uns zunächst an die Laminarien selber, so ist hervorzuheben, daß infolge des Dickenwachstums zunächst das Mark an Umfang zunimmt. Schon auf jungen Stufen hat es ungefähr den in Fig. 277 *A* wiedergegebenen Umriß, und diesen behält es im wesentlichen bei, sein Durchmesser aber nimmt zu und kann auf 1 cm etwa heraufgehen. Alles das erfolgt auf Kosten der dickwandigen Zellen des festen Zentralkörpers, indem diese

sich in bekannter Weise isolieren usw. Ganz bedeutend stärker aber als die Markzellen werden die dicken Zellen vermehrt; ja auf der Zunahme des Gewebes, welches sie aufbauen, beruht in der Hauptsache die Umfangszunahme der Laminariaceenstämme (Fig. 277 *B*). Die Rinde baut eben immer neue dickwandige Zellen an die älteren an, so wie wir das oben schon schilderten; aber es sind nicht immer genau dieselben Rindenelemente, welche in solchem Sinne tätig sind.

Bei Macrocystis bleibt nach ROSENTHAL's Befunden die äußerste Schicht der Rinde ständig als meristematisches Gewebe in Tätigkeit, wohl auch bei manchen anderen Laminariaceen; bei vielen aber, z. B. bei Laminaria, Thalassiophyllum, Lessonia u. a. hört in älteren Stämmen die Tätigkeit der epidermoiden Lage auf, statt dessen werden die meristematischen Funktionen Rindenzellen übertragen, welche mehr nach innen zu gelegen sind (etwa der 6.—8. Zellschicht von außen gerechnet). Diese funktionieren genau in derselben Weise wie die ursprünglichen peripheren Meristemzellen, indem auch sie nach innen kompaktes Gewebe dem Zentralkörper hinzufügen. Die außerhalb der fraglichen Zone gelegenen peripheren Zellen sterben vielfach unter Bräunung ihres Inhaltes und ihrer Membranen ab und werden abgestoßen.

Derartige stark in die Dicke wachsende Algenstämme zeigen nun nicht selten auf dem Querschnitt eine Schichtung resp. Ringbildung (Fig. 277 *B*), die wir bereits mehrfach erwähnten. Das Mark wird umgeben von acht, zehn, zwölf und mehr konzentrischen, verschieden hellen Ringen. Sie kommen bei Laminaria ganz ähnlich wie Jahresringe dadurch zustande, daß gewisse Zellen des Zentralkörpers ein etwas kleineres Lumen haben als die Nachbarn; bei Thalassiophyllum bedingen nach RUPRECHT und ROSENTHAL Einlagerungen brauner Substanzen in bestimmte Zellen die Zeichnung; bei Lessonia scheinen nach MCMILLAN die Dinge wieder ähnlich zu liegen wie bei Laminaria usw. *Ringe.*

Solche Bildungen, über welche nicht wenige der auf S. 423 erwähnten Autoren berichten, als Jahresringe zu betrachten, welche dem Laubwechsel oder wenigstens den Wachstumsperioden entsprechen, liegt ja nahe. Wir erwähnten oben die Dinge schon wiederholt, betonten aber, daß ein sicherer Beweis in keinem Falle erbracht sei. Auf alle Fälle ist größte Vorsicht in diesen Annahmen geboten, und zum mindesten ist mir fraglich, ob man alle diese Zeichnungen gleichmäßig zu beurteilen hat; z. B. scheinen mir die vier Zonen, welche WILLE im Stamm von Alaria unterscheidet, nicht dasselbe zu sein, wie die Ringe der Laminarien; und wenn MCMILLAN im Stiel der Flachsprosse von Lessonia litoralis auf der einen Seite drei, auf der anderen 5 Schichten unterscheidet, so gibt das wohl ebensoviel zu denken wie die auf S. 434 erwähnte Schichtung in ganz jungen Lessonia-Stämmen, von welchen HARVEY redet.

Das Aussehen des oben beschriebenen Markes hängt wesentlich von der Menge der Hyphen ab, welche dasselbe durchsetzen. Wir sahen schon, daß dieselben im flachen Teil des Sprosses meist zurücktreten, im Stiel resp. Stamm dagegen meist ungemein reichlich gebildet werden. Doch gilt diese Regel nicht allgemein; z. B. hat Lessonia nach MC MILLAN im Mark relativ wenig Hyphen, und bei Alaria sind die zentralen Markzellen nach WILLE frei von solchen Fäden, erst eine das Zentrum umgebende Zone führt solche. *Siebzellen.*

Die Markzellen als solche treten uns in zwei Typen entgegen, die aber natürlich durch Übergänge verbunden sind. In einem Falle bilden sie zusammen mit ihren langen Querverbindungen ein nach allen Richtungen anastomosierendes, unregelmäßiges Maschenwerk; das ist der Fall in den Flachsprossen, den

Stämmen der Lessonia, mancher Laminarien usw. Im zweiten Falle verlaufen die Markzellen alle der Längsachse parallel, sie erscheinen einander stark genähert, demgemäß sind die Querverbindungen sehr kurz, so z. B. bei Nereocystis nach Setchell, bei Alaria nach Wille, bei Phyllaria nach Setchell usw. Solche Lagerungen sind wohl mit der Zug- resp. Biegungsfestigung der Organe in Zusammenhang zu bringen.

Alles das dürfte auf relativ frühe Jugendstadien der in Frage kommenden Tange zurückgehen. Schon bei der Differenzierung der ersten Markzellen ist es nicht gleichgültig, ob das Organ, welches sie beherbergt, sich einfach rapide in die Länge streckt, oder ob es sich rasch in die Breite resp. Fläche entwickelt. Im einzelnen brauchen wir das kaum auszuspinnen, aber es scheint mir nicht unnötig zu sein, nochmals darauf hinzuweisen, daß die Markfäden, die an sich kaum übermäßig wachstumsfähig sind, durch Vergrößerung der Rinde usw. gespannt werden, ja nach einzelnen Angaben bisweilen eine Zerreißung erfahren können. Mit solchen Spannungen hängt die Verengerung des Lumens zusammen, die wir schon S. 448 andeuteten, und nicht selten auch eine sekundäre Verdickung der gespannten Wände. Mc Millan vergleicht die so resultierenden Gebilde mit dicken Thermometerröhren.

Daß solche gespannten Fäden an den Querwänden erheblich breiter bleiben müssen, ist mechanisch leicht verständlich, nicht dagegen die Tatsache, daß sich in unmittelbarer Nähe der Querwände Auftreibungen der Längswände (Fig. 275, *7*) bemerkbar machen.

Wir wären auf die „Trumpet-hyphae“ kaum zurückgekommen, wenn nicht die Mark- und Verbindungsfäden von Wille den Namen „Siebhyphen“ erhalten hätten. Glaube ich nun auch nicht, daß es sich um Hyphen in dem von uns angewendeten Sinne handle, so kommt doch in jenem Wort eine Eigentümlichkeit zum Ausdruck, welche den Querwänden aller Markzellen und auch wohl aller Verbindungsfäden eigen ist, nämlich die Tüpfelung oder Durchbohrung. Tatsächlich gewähren sie den Eindruck einer Siebplatte phanerogamer Gewächse. Es herrscht indes nicht bei allen Autoren volle Einigkeit darüber, ob überall wirkliche Durchbohrungen vorliegen. An den kleineren Markzellen wird eine Entscheidung kaum zu treffen sein, dagegen haben wir bei Macrocystis und Nereocystis ähnliche, aber größere und ganz spezifische Organe, bei welchen Zweifel kaum obwalten.

Die beiden Tange besitzen das übliche Mark mit Hyphen und mäßig großen, an den Querwänden aufgetriebenen Markzellen. Um jenes liegt konzentrisch eine Zone mit sehr großen Zellen, welche in annähernd radiären Reihen zu etwa sechs bis acht angeordnet sind. Die punktierten Regionen der Fig. 278, *1*, *2* bezeichnen sie. Das sind die berühmten „Siebröhren“, besser wohl Siebzellen, welche Will, Wille, Oliver, Rosenthal, Setchell u. a. studiert haben.

Die Siebzellen, deren Querwände sich fast in allen Schnitten bemerkbar machen (Fig. 278), entstehen ziemlich spät. Wenn das eigentliche Mark keine wesentlichen Veränderungen mehr erfährt, dann lösen sich vom festen Zentralkörper an der Grenze desselben gegen das Mark Zellen unter der üblichen Mittellamellenquellung los und werden in Hyphenmassen (*h* Fig. 278, *3*) eingebettet. Diese Elemente unterscheiden sich von den gewöhnlichen Markzellen durch ihre Größe und regelmäßigere Lagerung, außerdem verlaufen sie fast gerade abwärts (Fig. 278, *5*), und im Zusammenhang damit sind die Querverbindungen nur kurz.

Daß die Querwände offene Verbindungskanäle besitzen, wird von fast allen Autoren angegeben. Die Entstehung derselben ist aber keineswegs einfach, wie Rosenthal zeigte. In jungen Stadien haben die Querwände einige wenige (primäre) Tüpfel, welche im Kreise gestellt sind; später werden die Leisten

zwischen diesen weggeräumt und nunmehr auf die dünne Mittellamelle neue Leisten aufgesetzt. Endlich wird die Mittellamelle durchbrochen, und damit ist die Siebplatte resp. die Verbindung zwischen zwei benachbarten Zellen hergestellt, in welchen übrigens ein Zellkern dauernd zu erkennen ist. Auch die Wände in den Querverbindungen sind mit offenen Poren versehen.

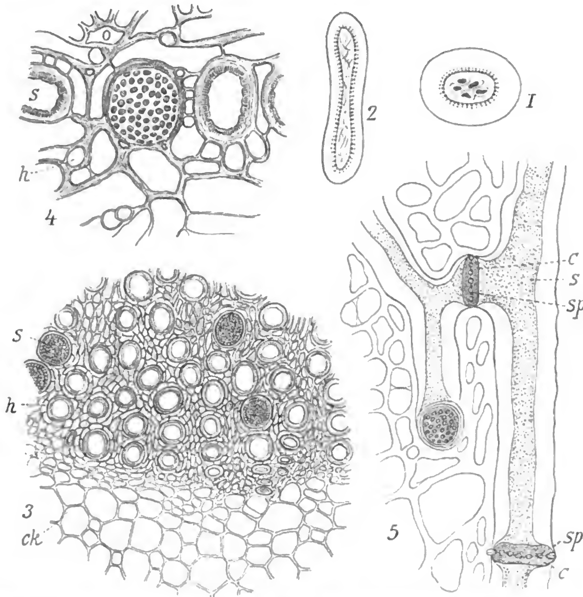


Fig. 278 n. Setchell, Oliver u. Will. *1 Nereocystis;* Querschnitt durch einen jungen Stiel. 2 dies.; Querschnitt durch ein junges Laubstück. *3 Macrocystis;* Stück eines Stammquerschnittes mit Siebzellen. *4* dass. stärker vergrößert. *5* dass. im Längsschnitt. *ck* Zentralkörper. *h* Hyphen. *s* Siebzellen. *sp* Siebplatte. *c* Callus.

Daß diese Siebzellen ebenso wie die normalen Markzellen Leitungsbahnen seien, kann immerhin angenommen werden, jedoch finde ich, das muß wohl auch betont werden, dafür nirgends einen exakten Beweis. Der Inhalt ist plasmatischer Natur, scheint aber keine Besonderheiten zu bieten; in einigen Fällen (Lessonia) fand man die Markzellen mit Reservesubstanzen erfüllt.

Eine weitere Ähnlichkeit mit den Siebröhren höherer Pflanzen ist nun darin gegeben, daß im Alter die Querwände durch „Callus“ bedeckt werden. Derselbe dürfte aber nicht eiweißartiger Natur sein, vielmehr spricht, wie besonders

OLIVER betont, manches dafür, daß Zellulose oder verwandte Substanzen vorliegen; auch WILLE findet ähnliches.

Einige Zweifel hege ich, ob den Mark- und Verbindungsfäden ausschließlich und immer die Funktion von Leitungsbahnen zukommt, wie WILLE annimmt. Da sie besonders im Alter nicht selten stark verdickt werden, dienen sie wohl auch der Festigung, noch dazu, wenn sie in langen, biegsamen Stielen straff gespannt sind. Daß in dieser Richtung noch nicht alles eruiert ist, schließe ich aus KJELLMAN's Angabe, wonach bei Phyllaria dermatodea genau an den Stellen stark verdickte, offenbar mechanische Elemente liegen, wo bei Nereocystis usw. die Siebröhren gebildet werden. Mir scheint, man hat hier noch zu wenig verglichen und zu viel gedeutet.

Nereocystis und Macrocystis sind im wesentlichen zugfest, Lessonia, Laminaria Cloustoni u. a. sind biegungsfest; darauf kommen wir später zurück. Bei den ersteren mögen drahtartig gespannte Markfäden die Festigungselemente sein, bei letzteren sind wohl die Elemente des festen Zentralkörpers das Aussteifende. MC MILLAN gibt auch für Lessonia an, daß in jenem fast sklerenchymatisch verdickte Zellen zu finden sind.

Den Hyphen möchte man gern mechanische Eigenschaften zuschreiben, und die nächstliegende Vermutung wäre, daß sie dieselben durch tauartige Verflechtung mit den Markfäden zur Geltung brächten. Damit stimmt aber nicht überein, daß sie oft recht dünnwandig sind und bisweilen Reservesubstanzen führen — analog den Hyphen der Chorda (S. 371), die ja sogar Chromatophoren besitzen.

Zellwand. Über die chemische Beschaffenheit der Laminariamembranen weiß man folgendes: Die Schicht, welche das Zellplasma direkt umgibt, zeigt mit Chlorzinkjod blaue bis violette Färbung, dürfte also im wesentlichen aus Zellulose bestehen. Nach GRABENDÖRFER erhält man durch obiges Reagens eine blaue und eine violette Schicht in den Zentralkörperzellen von Lessonia. Die stark verdickten Markfäden geben eine gleichmäßige Zellulosereaktion.

Die Mittellamelle und die aus ihr hervorgehenden Schleimmassen bestehen nach WILLE aus einem Calciumsalze der Tangsäure, analog dem oder identisch mit dem Calciumpektat höherer Pflanzen. Ebenso dürfte auch die „Schleimcuticula“ zusammengesetzt sein, jene Lamelle, welche die Rindenzellen auf der freien Außenseite überzieht.

Auf den Eigenschaften dieser letzteren Substanzen dürfte (wenigstens großenteils) einerseits die bekannte starke Schrumpfung der Laminarien beim Eintrocknen, die Fähigkeit im wasserarmen Zustande zu harten Massen zu werden, andererseits natürlich auch die starke Quellung bei Wasserzufuhr beruhen. Ersteres wird am besten illustriert durch die Tatsache, daß die Eingeborenen Patagoniens Lessoniastammstücke, andere Völker an anderen Orten Laminariastiele als Messergriffe benutzen. — Sie stoßen den Stiel des Messers in die frische Masse und lassen sie trocknen.

Schwimmblasen. Die Schwimmblasen von Macrocystis und Nereocystis entstehen nach ROSENTHAL resp. MCMILLAN durch Zerreißen der Markzellen; gleichzeitig tritt zwischen diesen Luft auf. Die zerrissenen Markfäden werden zerstört; die ganze Wandung besteht also aus festem, zusammenschließenden Gewebe der Rinde und des Zentralkörpers. ROSENTHAL vermißte hier bei Macrocystis jegliche „Siebröhren“, MCMILLAN fand aber noch Siebzellen in der Wandung der Schwimmblasen von Nereocystis. Er beobachtete auch an seinen Pflanzen eine innere teilungsfähige Zelllage, nicht weit von der Innenwand der Schwimmblase.

Schleimgänge. Die Schleimgänge der Laminariaceen, welche als anastomosierendes Kanalsystem die inneren Rindenteile durchsetzen, wurden von GUIGNARD

genauer studiert, nachdem bereits Will und Rosenthal Angaben darüben gemacht hatten.

Ihre Anlage erfolgt in der interkalaren Wachstumszone, und zwar machen sie sich zuerst in der äußersten Rindenschicht (Fig. 279, *1*)als kleine, schleimerfüllte Spalten bemerklich. Die letzteren vergrößern sich später in dem Maße, als sie weiter in das Innere der Rinde hinein verlegt werden.

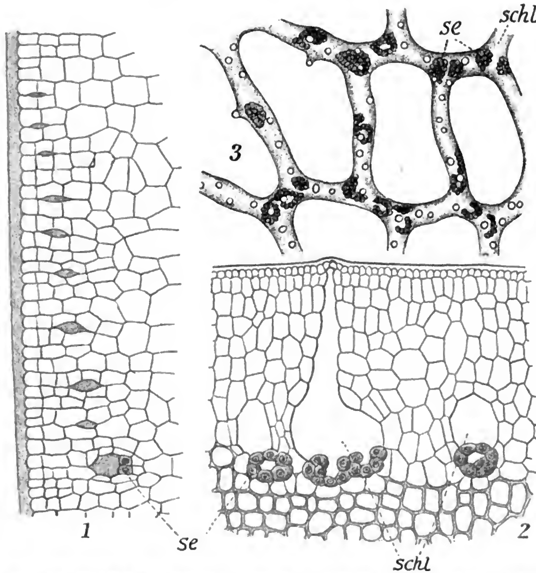


Fig. 279. Schleimgänge der *Laminaria Cloustoni* n. Guignard. *1* Längsschnitt durch die Bildungszone. *2* Querschnitt durch ältere Teile. *3* Schleimgänge von der Fläche gesehen. *schl* Schleimgänge. *se* „Sekretzellen".

Dabei ist die äußere, teilungsfähige Kortikalschicht tätig, welche, wie bereits gezeigt, immer neue Zellelemente den alten auflagert. Doch schließlich kommt die Verschiebung nach innen zum Stillstand, die Schleimgänge halten dann eine konstante Entfernung von der Peripherie ein und ein weiteres Dickenwachstum der fraglichen Laminarien wird von den Teilungsgeweben im Innern der Rinde besorgt, welche wir oben (S. 451) schilderten. Nach Guignard liegen diese unmittelbar unter der mit Schleimgängen besetzten Rindenzone. Ob durch sie etwa schließlich eine Abstoßung der Schleimgänge und eine Neubildung an anderer Stelle erfolgt, wie man vermuten könnte, ist unbekannt.

Die Schleimgänge haben ihren größten Durchmesser im älteren Teil der Rinde, senden aber schmale Kanäle durch die jüngeren Rindenregionen

bis unmittelbar unter die äußerste Schicht; diese wölbt sich (Fig. 279, *2*) sogar ein wenig vor, aber einen Ausgang vermochte bislang niemand zu finden.

Die ursprünglichen Spalten sind von einander getrennt, und man möchte nach Fig. 279, *2* vielleicht glauben, daß dies mit den aus ihnen abzuleitenden Hohlräumen auch der Fall sei; allein das trifft nicht zu. Schnitte parallel der Oberfläche von Stiel oder Laub zeigen, daß in Fig. 279, *2* nur der Querschnitt eines zuzammenhängenden Netzwerkes von Gängen (Fig. 279, *3*) vorliegt, welchem die nach außen gerichteten engeren Kanälchen, als Aussackungen isoliert, aufgesetzt sind. Der Netzverband der ursprünglichen Spalten wird schon auf sehr jungen Stufen durch Spaltung der Wände zwischenliegender Zellen hergestellt.

Ebenfalls auf sehr jungen Stadien werden auf der Innenseite der Gänge (Fig. 279, *1*, *2*) Zellen mit großem Kern und körnigem Plasma gebildet, welche man vielleicht etwas voreilig als Sekretionszellen bezeichnet hat. Diese Zellen vermehren sich durch Teilung und kleiden — auf Querschnitten (Fig. 279, *2*) — die einwärts gekehrte Wand der Schleimgänge unregelmäßig aus. Längsschnitte aber zeigen (Fig. 279, *3*), daß diese Sekretionszellen nicht zusammenhängende Lagen bilden, sondern nur in mehr oder weniger weit von einander entfernten Gruppen beisammen liegen.

Der Schleim ist in kaltem Wasser löslich, und wohl zweifellos verschieden von dem Schleim der Interzellularsubstanz. Im übrigen ist über die Funktion desselben ebensowenig bekannt, wie über die Zusammensetzung. Nur einige Farb-Reaktionen werden angegeben.

Schleimgänge kommen nicht allen Laminariaceen zu, in der Gattung Laminaria selber fehlen die Kanäle der L. Agardhii, maxima Kj. u. a., L. saccharina, digitata u. a. haben sie nur im Laub, nicht im Stiel, erst L. Cloustoni, nigripes, Rodriguesii, longicruris u. a. führen sie überall, mit Ausnahme der eigentlichen Bildungszone; hier werden sie ja erst sukzessive entwickelt. Für die übrigen Formen gilt bezüglich des Vorkommens ähnliches; u. a. fehlen die Schleimgänge bei Thalassiophyllum, Alaria. Wenn sie nicht immer gefunden wurden, liegt das vielleicht daran, daß sie nach Foslie oft erst an ziemlich alten Pflanzen zur Entwickelung kommen.

Löcher und Spalten. Die Löcher, Risse und Spalten, welche das Laub der Laminariaceen gliedern, stellen nur ausnahmsweise eine direkte Wirkung der Wellen dar; man braucht nur Laminarien im Laubwechsel anzusehen, um sich zu überzeugen, daß innere Vorgänge den Prozess einleiten und fördern. Soweit Untersuchungen vorliegen, handelt es sich wohl immer um Zerstörung von Gewebe und nachfolgenden Wundverschluß. Gewebespannungen, welche Grabendörfer besonders heranzieht, scheinen mir nur eine sekundäre Rolle zu spielen.

Die Bildung der Löcher im Laub von Agarum beginnt nach Humphrey mit der Herauswölbung eines Buckels auf einer Fläche des Blattes, dem eine Vertiefung auf der anderen entspricht (Fig. 280, *1*). Nunmehr stirbt das Gewebe im Scheitel der „Beule“ ab (Fig. 280, *2*), und zwar beginnt dieser Prozeß von der Innenseite derselben her. Hand in Hand mit diesem Absterben von Zellen geht ein Wundverschluß, ausgeführt durch Teilungen in den Rindenzellen, welche an die abgestorbenen Regionen grenzen. Das Mark dürfte an diesen Prozessen unbeteiligt sein; die von der Innenseite hereingewölbten Zellen der Rinde besorgen, wenn ich Humphrey recht verstehe, eine Überdeckung des Markes, wie das auch Fig. 280, *3* andeutet.

Die Spaltenbildung der Laminarien ist nach Ed. Gruber's Befunden

von der Lochbildung bei Agarum nicht erheblich verschieden: sie kündigt sich an durch Auflockerung der Gewebe in den späteren Rißstellen, dann folgt eine Zerstörung der Gewebeelemente etwa so wie sie Fig. 280, *4* angibt. Also auch hier eine regelrechte Wunde, die nun durch Überwallung der mittleren Teile von der Rinde her (Fig. 280, *5*) normal geschlossen wird. Auch hier scheint immer die Rinde der einen Laubseite an dem Wundverschluß stärker beteiligt zu sein als die der anderen.

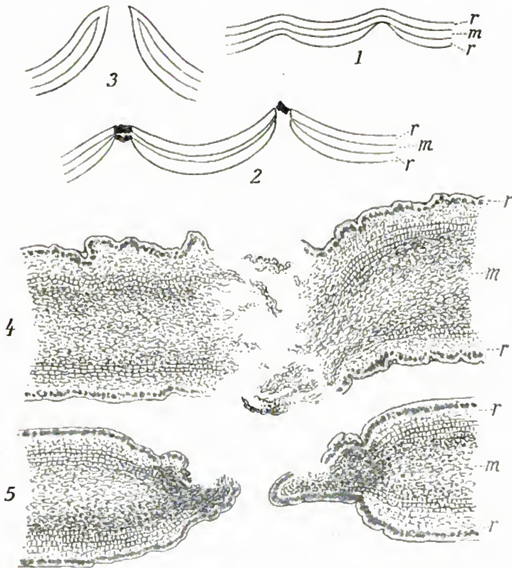


Fig. 280. *1—3* Lochbildung bei *Agarum* n. SETCHELL. *4, 5* Spaltenbildung bei *Laminaria*. Präp. GRUBER. *m* Mark. *r* Rinde.

Für Nereocystis gab schon MCMILLAN eine ganz ähnliche Zerreißung und Zerstörung der Gewebe mit nachfolgender Vereinigung ungleichnamiger Rindenschichten an. ROSENTHAL's Angaben über Macrocystis scheinen mir im Grunde auf das gleiche hinauszulaufen, wenn er sich auch ein wenig anders ausdrückt, und das, was GRABENDÖRFER über Lessonia, SETCHELL über Phyllaria sagt, läßt auch auf keine großen Abweichungen schließen. So darf man annehmen, daß die Vorgänge in der ganzen Familie durchaus ähnliche sind.

GOEBEL, dann REINKE haben nicht unrichtig die Zerschlitzung der Palmblätter zum Vergleich herangezogen.

Einige Laminariaceen wie Alaria, Phyllaria, Saccorrhiza, Nereocystis, vielleicht auch noch wenige andere Gattungen tragen auf den Laubflächen farblose Haarbüschel, welche ziemlich weitgehend an die für Hydroclathrus usw. geschilderten erinnern. Nach MURRAY haben wir es einfach mit Aussprossungen der äußersten Rindenschicht zu tun. Bei Alaria bleiben dieselben meistens auf der Oberfläche, werden aber nach WILLE doch bisweilen in Gruben versenkt. Das ist bei Phyllaria und Saccorrhiza die Regel und erfolgt überall dadurch, daß die den Büscheln benachbarten Rindenzellen stärker wachsen als diejenigen, welche Haare tragen.

Haarbüschel.

Auf älteren Alariaexemplaren schwinden die Haare nach WILLE häufig, ebenso bei Nereocystis nach SETCHELL, und nach demselben Autor tragen, wie schon erwähnt, die interkalar nachwachsenden Teile der Lamina von Phyllaria dermatodea ebenfalls keine solchen mehr.

Krallen.

Die Krallen (Hafter, Hapteren) haben wir in ihrer wirteligen Anordnung usw. schon auf S. 425 behandelt. Sie entstehen aus Rindenzellen des Stieles, welche ein energisches, wenn auch lokal begrenztes Wachstum entfalten. So werden zuerst kleine Höcker erzeugt, welche dann weiter erheblich in die Länge wachsen, und zwar ausschließlich an der Spitze; auch die Dichotomierung geht allein von der Spitze aus, sie erinnert an diejenige der Wurzelträger von Selaginella. Daß interkalares und Spitzenwachstum an derselben Pflanze gegeben ist, braucht nicht aufzufallen; dieselbe Erscheinung war schon bei den Ectocarpeen zu konstatieren.

Der Bau der Krallen gleicht etwa dem von Keimlingen mittleren Alters, es fehlt nämlich das eigentliche Mark, und ebenso werden im wesentlichen die Hyphen vermißt. So besteht das Ganze aus kurzen Rinden- und längeren Zentralkörperzellen, welche auch Ringanordnung zeigen können. Die dickwandigen Zellen entbehren nach verschiedenen Autoren der sonst vorhandenen Tüpfel. Das ist verständlich; sie sind offenbar mechanische Elemente, Stoffaufnahme und Leitung besorgen sie kaum.

Sporangien.

Die Vereinigung der Sporangien zu meist sehr großen, bis handbreiten Sori wurde bereits oben erwähnt, ebenso die Verteilung der letzteren über das Laub der einzelnen Gattungen. Auch über die Entstehung ist deswegen nichts zu sagen, weil dieselbe Punkt für Punkt mit den bereits geschilderten Prozessen bei Chorda übereinstimmt (Fig. 281). Paraphysen und Sporangien verhalten sich genau so wie dort. Nur die Form der ersteren weicht bei manchen Gattungen, z. B. Laminaria, Lessonia u. a. dadurch etwas ab, daß die Paraphysen auf dem Scheitel ihre Membran sehr stark schleimig verdicken (Fig. 281, *B*), wie das schon THURET schilderte und neuere Autoren lediglich bestätigten. In anderen Gattungen (Saccorrhiza usw.) ist diese Schleimmasse nicht vorhanden, statt dessen sind die Längswände stärker verdickt.

Auch die Umrisse der Paraphysen wechseln naturgemäß, besonders auffallend sind diejenigen mit breitem Kopf und sehr stark verschmälertem Basalende. Gerade diese Formen überragen dann auch meist die Sporangien erheblich und schließen über ihnen zu einer sehr dichten Schicht zusammen.

Da die Paraphysen und Sporangien von der äußersten Rindenschicht aus gebildet werden, heben sie die cuticulaähnliche Schleimschicht, welche diese Zellen zu bedecken pflegt, als Häutchen ab, wie das bei den Phaeosporeen durchaus nicht selten ist.

Plurilokuläre Sporangien von Laminariaceen sind nicht bekannt, was als solche angesprochen wurde, hat sich bislang immer als Parasit erwiesen.

Die Schwärmer unilokulärer Sporangien sah THURET direkt keimen.

Außer ihm dürften nur wenige Botaniker diese Zoosporen überhaupt gesehen haben, die im übrigen mit denen anderer Phaeosporeen durchaus übereinstimmen.

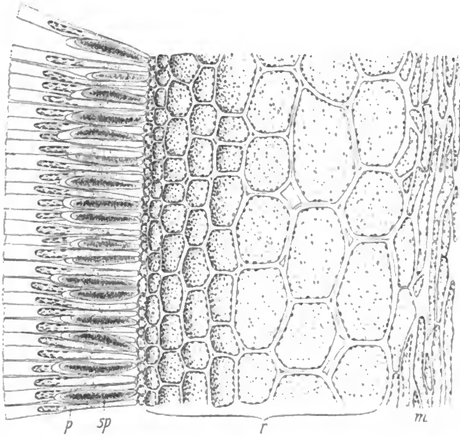


Fig. 281 *A*. Orig. Kuckuck. Längsschnitt durch das Sporangien-tragende Laub von *Laminaria saccharina*. *m* Mark. *r* Rinde. *sp* Sporangien. *p* Paraphysen.

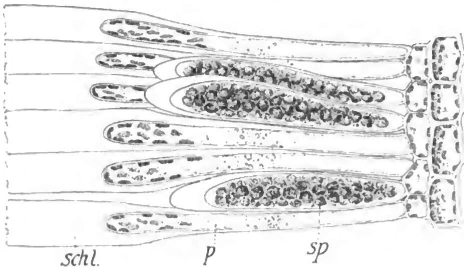


Fig. 281 *B*. Orig. Kuckuck. Längsschnitt durch ein Stück des Sorus von *Laminaria saccharina*. *sp* Sporangien. *p* Paraphysen. *schl* Schleimkappe derselben.

Nachdem wir Chorda zu den Ectocarpaceen gestellt, ist der Anschluß der Laminariaceen an diese Familie mit Hilfe jener Gattung unvermeidlich. Die einfachsten Laminarien wären dann verbreiterte Chorden.

Literatur.

AGARDH, C. A., Revision der Algengattung Macrocystis. Nova acta Leopold. 1839. **19.** p. 281.

AGARDH, J. A., De Laminarieis symbolas offert. Lund's Univ. Årsskrift. 1867.

AGARDH, J. G., Om Bladets Udvikling hos Algerne. Forhandl. ved. det 11. skand. Naturforskermode i. Kjøbenhavn 1873. Kjøbenhavn 1874.

ANDERSON, G. et P., Guide to the Highlands and Island of Scottland. London 1834. Clouston üb. Laminarien.

—— Species, genera et ordines Algarum. **1.** 1848.

ARESCHOUG, Observat. Phycologicae IV, V. De Laminariaceis nonnullis. Nova acta reg. soc. sc. Upsaliens. 1883/84. ser. 3. **12.**

BARBER, C. A., On the structure and development in Laminaria bulbosa Lam. Ann. of. bot. 1889/90. **3.** p. 41.

BORNET, Sur une nouvelle espèce de Laminaire de la méditerranée. Bull. soc. de France, 1888. **35.**

DARWIN, Ch., Reise eines Naturforschers um die Welt. Übers. v. CARUS 1875.

FOSLIE, M., Laminarien Norwegens. Forhandl. i. Vidensk.-Selsk. i. Christiania 1884.

GARDINER, On the occurrence of reproductive organs on the root of Laminaria bulbosa. Proc. Camb. phil. soc. 1885. **5.** p. 224.

GOEBEL, K., Pflanzenbiol. Schilderungen 1893. **2.** Macrocystis. p. 322.

GRABENDÖRFER, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Bot. Ztg. 1885. **43.** p. 609.

GREVILLE, R. K., Algae britannicae usw. Edinburgh. 1830.

GUIGNARD, L., Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées. Ann. sc. nat. bot. 1892. 7 sér. **15.** p. 1.

HOOKER, J. D., The botany of the antarctic voyage of. H. M. S. „Erebus" and „Terror" in 1839—43; I. Flora antarctica. Algen v. HOOKER u. HARVEY 1847.

HUMPHREY, J. E., On the anatomy and development of Agarum Turneri. Proc. Am. Acad. 1886. **7.** Contrib. from the cryptogamic laboratory of the museum of Harvard University. **5.** p. 10.

JOLIS, A. le, Examen des espèces confondues sous le nom de Laminaria digitata Aut. suivi de quelques observations sur le genre Laminaria. Nova acta Leopold. 1856. **25**[2]. p. 529.

KJELLMAN, F. R., Flora of the arctic sea. Kgl. Vet. Akad. Handl. 1883. **20.** Nr. 5.

—— Om en ny Organisationstyp inom Slägtet Laminaria. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bihang 1893. **18.** p. 1.

KJELLMAN-PETERSEN. Om Japans Laminariaceer. Vega Exped. Jagtt. 1884. **4.**

KÜTZING, T. A., Phycologia generalis. 1843.

MACMILLAN, C., Observations on Lessonia. Bot. Gaz. **30.** p. 318.

—— Observations on Nereocystis. Torrey bot. club. 1899. p. 273.

—— Observations on Pterygophora. Minnesota bot. stud. 2d. ser. part **6.** p. 723.

MEYEN, Reise um die Erde 1834. **1.** p. 178. Macrocystis.

MURRAY, G., On the Cryptostomata of Adenocystis, Alaria and Saccorrhiza. Phycol. memoirs. **2.** 1893.

OLIVER, F. W., On the obliteration of the sieve tubes in Laminarieae. Ann. of. Bot. 1887. **1.** p. 95.

PHILLIPS, R. W., Note on Saccorrhiza bulbosa J. A. and Alaria esculenta. Ann. of. bot. 1896. **10.** p. 96.

POSTELS, A. et RUPRECHT, Illustrationes algarum . . . . in oceano pacifico . . . . collectarum. Petropoli 1840.

RAMALAY, Fr., Observations on Egregia Menziesii. Minnesota bot. studies. 1903. ser. 3. **1.** p. 1.

REINKE, J., Studien zur vergl. Entw. der Laminariaceen. Kiel 1903.

ROSENTHAL, O., Zur Kenntnis von Macrocystis u. Thalassiophyllum. Flora 1890. p. 105.

ROSENVINGE, K. R., Grønlands Hafalger. Meddelelser om Grønland 1893. **3.**

RUPRECHT, F. J., Bemerkungen über den Bau und das Wachstum einiger großen Algenstämme usw. Mém. de l'Acad. d. sc. de St. Pétersbourg (sc. nat.) 1848. 6 sér. **6.**

—— Neue oder unvollständig bekannte Pflanzen aus dem nördlichen Teil des stillen Ozeans. Das. 1855. 6 sér. **7.**

SCHULTZ-SCHULTZENSTEIN, Über Schichtenbildung im Pflanzenreich usw. Flora 1853. **36.** p. 49.

SETCHELL, W. A., On the classification and geograph. distribution of the Laminariaceae. Transact. of the Connect. Acad. 1893. **11.** p. 333.

SETCHELL, W. A., Concerning the life-history of Saccorrhiza dermatodea. Proc. Am. Acad. 1891. **26.** p. 177. (Crypt. Labor. of Harvard Univers. 17.)
SKOTSBERG, C., Några ord om Macrocystis pyrifera. Botaniska Notiser. 1903. p. 40.
SMITH, A. L. and WHITTING, F. G., Notes on the sori of Macrocystis and Postelsia. Phycol. Mem. 1895. **1.** Pt. 3. p. 84.
THURET, G., Recherches sur les zoospores des algues usw. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3 sér. **14.**
WILL, H., Zur Anatomie v. Macrocystis luxurians. Vorl. Mitt. Bot. Ztg. 1884. **42.** p. 801.
WILLE, N., Siebhyphen bei den Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3.** p. 29.
—— Bidrag till algernes physiologiske anatomi. K. sv. vet. acad. Handl. **21.** Nr. 12. 1885.
—— Beitr. z. physiol. Anatomie der Laminariaceen. S.-A. aus Univers. Festskrift til Hans Maj. Kong Oscar II. Regierungsjubilaeet. 1897.
YENDÖ, K., On Eisenia and Ecklonia. The bot. mag. Tokyo 1902. **16.** p. 203—207.
—— Hedophyllum spirale sp. n. and its relation to Thalassiophyllum and Arthrothamnus. Bot. Magazin of Tokio 1903. **17.** p. 165.

Die Fortpflanzung der Phaeosporeen.

Die verschiedenen Fortpflanzungsorgane unserer Gruppe wechseln recht bunt durcheinander, deshalb möge zunächst einmal eine Übersicht über dieselben gegeben werden, wobei wir von Brutknospen usw. absehen.

1. Unilokuläre Sporangien erzeugen
   Zoosporen,
   Aplanosporen.
2. Plurilokuläre Sporangien erzeugen
   a) Gameten und zwar
      α) normale < männliche — Spermatozoiden, weibliche — Eier.
      β) parthenogenetische < männliche, weibliche.
   b) neutrale Schwärmer und zwar
      α) normale,
      β) Aplanosporen.

Die Verteilung der Sporangienformen.

Schon mehrfach wurde in früheren Kapiteln angedeutet, daß uni- und plurilokuläre Sporangien nicht bei allen Formen der Phaeosporeen und nicht in allen Abteilungen der Gruppe in gleichmäßiger Weise auf die verschiedenen Individuen verteilt sind. Es wird deshalb nicht unzweckmäßig sein, hier einmal das herauszuheben, was durch einfache Beobachtung eruiert ist. Genügende Kulturen, die allein in vielen Fällen Klarheit schaffen möchten, liegen nicht vor.

Ectocarpus (Pilayella) litoralis, Ect. tomentosus u. a. pflegen im Frühling zuerst uni-, dann plurilokuläre Sporangien zu produzieren, soweit ich sehe, nacheinander auf denselben Individuen. Von der Außenwelt, und in erster Linie von der Beleuchtung dürfte es abhängen, ob die unilokulären Sporangien sehr zeitig oder sehr spät von den plurilokulären abgelöst

werden. Kommen so die verschiedenen Sporangienformen auf einem Individuum sukzessive zur Entwickelung, so muß ein Stadium eintreten — bald länger andauernd, bald kürzer — auf welchem uni- und plurilokuläre gemischt erscheinen, wie das z. B. KUCKUCK für Ect. penicillatus schildert, und es wird auch Spezies geben, welche gerade auf dieser Stufe sehr lange verharren. Das scheint für Ect. siliculosus zuzutreffen, denn hier findet man nach KUCKUCK u. a. neben den plurilokulären stets mäßig zahlreiche unilokuläre Sporangien. Individuen mit unilokulären Sporangien allein kommen nur selten zur Beobachtung. Im übrigen werden sich die verschiedenen Spezies sehr verschieden verhalten. Auch für andere Gruppen gilt vielfach das nämliche; z. B. herrscht bei Myrionema nach KUCKUCK unverkennbare Neigung, zuerst sogar an den Kriechfäden unilokuläre, später erst, aber auch vielfach mit den ersteren gemischt, plurilokuläre Sporangien zu entwickeln.

Ob die unilokulären Sporangien immer zuerst auftreten müssen, erscheint freilich recht fraglich; jedenfalls gibt BARTON an, daß bei Soranthera erst plurilokuläre und dann unilokuläre Fortpflanzungsorgane gebildet werden. Die Sache ist hier ziemlich kompliziert und Jugendstufen müßten zunächst noch genauer geprüft werden; dasselbe gilt auch für Myriotrichia, bei welcher nach KUCKUCK im Frühjahr pluri-, im Sommer unilokuläre Sporangien gebildet werden.

Allen diesen Spezies gegenüber stehen aber andere, bei welchen man die in Rede stehenden Organe stets auf verschiedenen Individuen gefunden hat; z. B. gibt REINKE für Leptonema uni- und plurilokuläre Sporangien auf verschiedenen Pflanzen an; dasselbe gilt für Lithoderma, Ralfsia, Asperococcus, Strepsithalia, Phloeocaulon usw., ja bei den vier letztgenannten Gattungen finden verschiedene Autoren, daß die Individuen mit plurilokulären Sporangien in ihrer Gestalt ein wenig von den mit unilokulären abweichen. Das ist nicht ohne Interesse, weil hiermit eine Differenz angedeutet wird, welche bei Cutleria ins Extrem ausgebildet ist.

Ob in solchen Fällen uni- und plurilokuläre Individuen, um mich kurz auszudrücken, regelmäßig alternieren, ist nicht bekannt, mir aber für die meisten Fälle zweifelhaft; darüber muß erst die Kultur entscheiden, und diese hat bei Aglaozonia-Cutleria im negativen Sinne geantwortet. Die Dinge liegen vorläufig noch ziemlich bunt und wohl auch innerhalb derselben Gattung verschieden; z. B. überwiegen bei Asperococcus bullosus, compressus die unilokulären Sporangien weitaus, bei Asp. scaber die plurilokulären.

Unilokuläre Sporangien.

Diese entstehen, wie für die verschiedenen Abteilungen bereits geschildert wurde, entweder im Fadenverbande oder als kurze Seitenzweige bei fädigen Formen oder als Ausstülpungen der Kortikalschicht bei den Phaeosporeen mit parenchymatischem Gewebe.

Das junge Sporangium, welches mit dichtem Inhalt versehen ist, enthält zunächst einen Kern und, je nach der Spezies, einen bis wenige Chromatophoren. Beide vermehren sich (Fig. 282, *4*), die letzteren werden klein, scheibenförmig. Sie liegen zunächst noch ganz an der Peripherie der Zelle, mit der flachen Seite der Wand zugekehrt (Fig. 282, *3a*, *4*), später aber verteilen sie sich nach KUCKUCK bei Ectocarpus siliculosus, lucifugus u. a. ungefähr gleichmäßig durch die ganze Mutterzelle. Dabei kehren sie vielfach dem Beobachter, also auch der Zellwand, ihre Kante zu, und es

erhalten die Sporangien das Aussehen, welches etwa Fig. 282, *1* wiedergibt. Nach einem geringen Wachstum der ganzen Anlage bemerkt man bald an jedem Chromatophor einen braunroten Punkt (den zukünftigen Augenfleck) (*a* Fig. 282, *2*, *3*) und kann zugleich auch in unmittelbarer Nähe je einen Kern nachweisen (Fig. 282, *4*). Nun zerfällt das ganze Plasma in soviel Portionen (Fig. 282, *3*) als Kerne vorhanden sind. Diese stellen die zukünftigen Schwärmer dar, welche vorläufig noch polygonal abgeplattet sind, und es ist allbekannt, daß sie nicht durch feste Zellwände, sondern nur

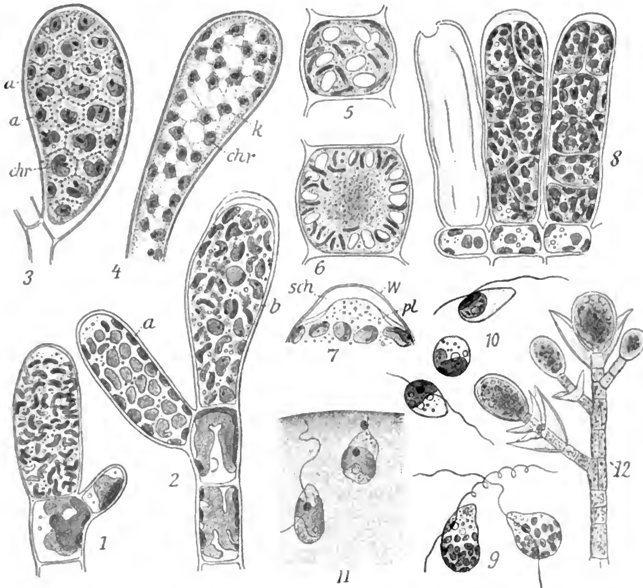


Fig. 282. Unilokuläre Sporangien von Phaeosporeen n. KUCKUCK, KLEBAHN, REINKE. *1*, *2 Ectocarpus lucifugus* *a* jüngeres, *b* älteres Stadium. *3*, *4 Pleurocladia lacustris*. *k* Kerne. *chr* Chromatophor. *a* Augenfleck. *5*, *6 Pilayella litoralis* n. KUCKUCK. *7 Cylindrocarpus microscopicus*; Spitze eines Sporangiums. *w* Membran. *sch* Schleim. *pl* Plasma. *8 Aglaozonia*. *9* Zoosporen von *Aglaozonia*. *10* dies. von *Chorda filum*. *11* dies. von *Ectocarp. siliculosus*. *12* durchwachsene Sporangienhäute von *Battersia mirabilis*.

durch Plasmalamellen gegen einander abgegrenzt sind. Reihen von Punkten (Fig. 282, *3*) markieren die Grenze.

Die geschilderten Erscheinungen kehren in analoger Weise vielfach wieder und sind z. B. auch im wesentlichen die gleichen bei den Aglao-

zonien (Fig. 282, *8*). Doch dürften auch Abweichungen vorkommen, denn KUCKUCK hebt hervor, daß bei Ectocarpus (Pilayella) litoralis die Chromatophoren sich zunächst gleichmäßig im Plasma verteilen, dann in radialer Stellung an die Peripherie zurückwandern (Fig. 282, *5*, *6*), um nun erneut gegen die Mitte vorzudringen. Erst jetzt werden die Zoosporenportionen gesondert.

Die Zoosporen treten aus dem Sporangium meistens an dessen Spitze aus. Die Membran öffnet sich durch Zerreißen oder Verquellen, und in manchen Fällen, z. B. bei Choristocarpus, Aglaozonia, Zanardinia usw. wird ein regelmäßig umschriebener Porus gebildet (Fig. 282, *8*). Der Öffnung wird nicht selten (z. B. bei Zanardinia nach REINKE) vorgearbeitet durch eine mit Verschleimung oder Verquellung verbundene Verdickung der Membran an der Spitze des Sporangiums, und KUCKUCK sah bei Cylindrocarpus außerdem unter dieser Verdickung eine Ansammlung farblosen Plasmas (Fig. 282, *7*). Die Erscheinung ist vielleicht verbreiteter, als man bislang annahm.

Die entleerten Häute bleiben häufig noch lange erhalten und speziell bei den Sphacelarien, aber auch bei vielen anderen Phaeosporeen wächst die Stielzelle in den Hohlraum ein, um ein neues Sporangium zu bilden. Das kann sich mehrmals wiederholen (Fig. 282, *12*).

Die aus den unilokulären Sporangien entleerten Schwärmer haben meistens Birnform, sie sind lebhaft beweglich und zwar mit Hilfe der Cilien, welche seitlich inseriert sind, wie das schon THURET erkannte. Eine derselben ist, das weiß jedermann, nach vorn gerichtet, die andere nach rückwärts. Sie entspringen an dem roten Augenfleck, der hier stets seitlich sitzt und wiederum mit einem Chromatophor in Verbindung steht (Fig. 282, *10*).

Gewöhnlich ist ein Chromatophor gegeben, welches sich, mantelartig gebogen, am dickeren Ende befindet. Durchaus nicht selten aber sind in den verschiedensten Gruppen von den Ectocarpeen aufwärts bis zu den Cutleriaceen Schwärmer mit ziemlich zahlreichen linsen-scheibenförmigen Phaeoplasten (Fig. 282, *9*). Da diese sich am Hinterende sammeln, bleibt das vordere frei und farblos. Ein meistens etwas vorgeschobenes Scheibchen trägt den Augenfleck, an welchem auch die beiden Geißeln inseriert sind.

Die Zahl der Chromatophoren in den Zoosporen ist vermutlich nicht ohne Bedeutung für die Unterscheidung größerer oder kleinerer Gruppen unter den Phaeosporeen. Bis jetzt reichen die Untersuchungen dafür aber nicht aus, Form und Aufbau der Schwärmer wurde nur in wenigen Fällen genau berücksichtigt.

Über die plasmatischen Bestandteile der Zoosporen ist wenig zu berichten; eine pulsierende Vakuole finde ich nirgends angegeben.

Die aus den unilokulären Sporangien austretenden Schwärmer wurden niemals in Kopulation gefunden, sie keimen auch direkt, verdienen also den Namen Zoosporen ohne allen Zweifel.

SAUVAGEAU betont, daß die Zoosporen bei Elachistea, Myrionema u. a. langsamer keimen als die Schwärmer aus plurilokulären Sporangien. Ich meinerseits konnte diese Wahrnehmung an Pilayella litoralis u. a. nicht machen.

Vor der Keimung setzen sich die Zoosporen mit Hilfe der Vordergeißeln fest. Diese bildet an ihrer Spitze eine kleine, saugnapfähnliche Verdickung. Unter schlängelnder Bewegung der Geißel wird (Fig. 282, *11*) die Zelle selber an das Substrat herangezogen, während die Vordergeißel

mit dem vorderen Zellende verschmilzt. Dann fließt nach KUCKUCK Plasma an der Cilie entlang und sorgt für weitere Befestigung (Fig. 282, *11*). Schließlich findet Abründung des Ganzen statt und Umhüllung mit Membran. Die Hintergeißel vereinigt sich ebenfalls mit dem dickeren Zellende.

Plurilokuläre Sporangien.

Die so bezeichneten Organe entstehen — gleiche Spezies vorausgesetzt — den unilokulären Sporangien im wesentlichen homolog; einzelne Abweichungen wurden in früheren Abschnitten bereits erwähnt. Gewisse Variationen können auch, wie KUCKUCK zeigte, an der gleichen Spezies auftreten.

Zwecks Bildung der in Rede stehenden Organe werden bei den meisten Ectocarpaceen die kurzen Seitenäste oder die Aussprossungen der Rinde, welche zur Bildung jener bestimmt sind, durch rasch aufeinander folgende Querwände in Scheibenzellen zerlegt, etwa wie in einem trichothallischen Vegetationspunkt; dabei kann es (Microspongium, Ascocyclus usw., Fig. 217) sein Bewenden haben, meistens aber setzen später in diesen Scheiben Längsteilungen ein und so entstehen fast würfelförmige Zellen mit festen Zellwänden. Bei den Sphacelariaceen verläuft die Sache ähnlich, wie aus Fig. 283, *1—3* direkt ersichtlich. Jedes Fach enthält einen relativ großen Kern, und es zeigt sich auch besonders bei jenen Arten, bei welchen jeder Schwärmer nur ein Chromatophor enthält, die Neigung, die Farbstoffträger von der Wandung weg in eine radiale Stellung zu bringen. Diese Profilstellung ist häufig recht auffallend (Fig. 283, *4*).

Der Inhalt jeder einzelnen kleinen Zelle wandelt sich stets zu einem Schwärmer um, und nun erfolgt das Ausschlüpfen auf zweierlei Weise.

All- und altbekannt ist THURET's in Fig. 283, *5* wiedergegebenes Bild: die festen Zellwände, welche die eben gebildeten Schwärmer noch trennen, werden bis auf wenige ring- oder balkenförmige Reste, welche besonders die ersten Wände noch markieren, aufgelöst; dann öffnet sich das ganze Sporangium meist an der Spitze und die Schwärmer treten, zunächst in etwas Schleim gehüllt, heraus, lösen sich aber rasch aus diesem und eilen davon.

Einen anderen Modus der Entleerung repräsentieren Ect. Reinboldi REINKE, die Sphacelarien (nach SAUVAGEAU) und die Cutleriaceen, vielleicht auch noch andere Formen. Bei diesen reißt jedes Fach des Sporangiums seitlich auf, und jeder Schwärmer schlüpft demgemäß einzeln seitlich aus (Fig. 283, *7*). Kjellmania (Fig. 283, *6*) mag einen Übergang zwischen beiden Fällen kennzeichnen.

Auch die leeren Hüllen der plurilokulären Sporangien werden, wie Fig. 283, *8* zeigt, durchwachsen und von neuen plurilokulären Sporangien ausgefüllt.

Die hier in Frage kommenden Schwärmer haben wie die „unilokulären“ bald einen, bald zahlreiche Chromatophoren, und wenn auch im allgemeinen beiderlei Schwärmerformen gleich sind, ist das doch durchaus nicht Gesetz. Bei der nämlichen Spezies können gelegentlich die unilokulären einen, die plurilokulären Schwärmer zahlreiche Chromatophoren führen, z. B. bei Myrionemen, einigen eigenartigen Ectocarpen usw.

Befruchtung.

Die aus den plurilokulären Sporangien von Ect. siliculosus und Verwandten, von Scytosiphon u. a. ausgeschlüpften Schwärmer haben im wesentlichen den für die Zoosporen oben geschilderten Bau, nur sind sie vielleicht etwas schmäler, unregelmäßiger begrenzt und lebhafter beweglich.

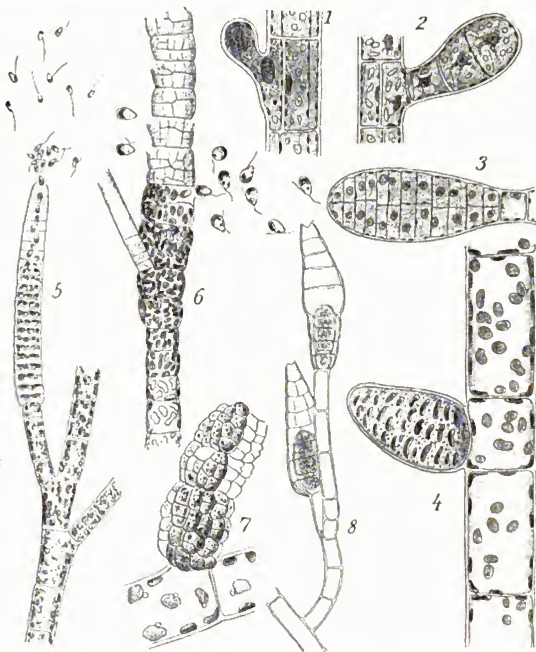


Fig. 283. Plurilokuläre Sporangien von Phaeosporeen n. Thuret, Reinke u. Kuckuck. *1—3 Sphacelaria cirrhosa* in verschied. Entwickelungsstadien. *4 Ectocarpus ovatus*. *5 Ect. siliculosus*. *6 Kjellmania sorifera*. *7 Ect. Reinboldi*. *8 Ect. Holmesii*; Durchwachsung der leeren Hüllen.

Unter gewissen Umständen und zu gewissen Zeiten sind diese Schwärmer Gameten. Berthold wies das zuerst für Ect. siliculosus und Scytosiphon lomentarius nach, Sauvageau fand später spärliche Kopulationen bei dem gleichen Ectocarpus; ich konnte nach vorübergehenden Zweifeln Berthold's Angaben für Ectocarpus vollauf bestätigen, und Kuckuck beschrieb bald darauf erneut die Sexualität von Scytosiphon.

Nach BERTHOLD's Vorschrift isoliert man einige Exemplare des Ect. siliculosus in Glasgefäßen. Dieselben entlassen dann (in Neapel im März-April, etwa bis 9 oder 10 Uhr vorm.) ihre Gameten, und wenn man jetzt Schwärmer von verschiedenen Exemplaren im Hängetropfen vereinigt, sieht man sehr bald eine Anzahl derselben sich am Lichtrande mit der vorderen Geißel (Fig. 284, *1*) festsetzen.

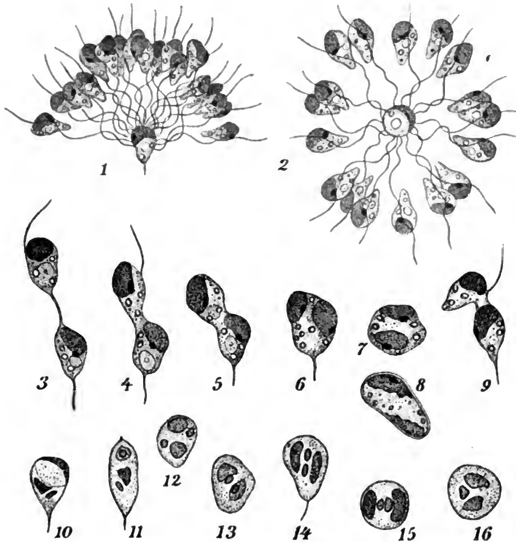


Fig. 284. Kopulation der Gameten bei *Ectocarpus siliculosus* n. BERTHOLD u. OLTMANNS. *1—9* n. d. Leben. *10—16* n. gefärbtem Material.

Die Formalitäten der Anheftung sind die gleichen, wie sie oben für die Zoosporen beschrieben wurden; doch sah KUCKUCK nicht immer das Verschmelzen der Geißeln mit dem Plasmakörper der Zelle.

Die so fixierten Gameten sind die weiblichen; sehr bald nach ihrer Anheftung sammeln sich meist zahlreiche (männliche) Schwärmer von gleicher Größe um die ersteren, heften sich mit der Vordergeißel auf ihnen fest und vollführen eine zappelnde Bewegung (Fig. 284, *1*, *2*). Nach kurzer Zeit nähert sich eines der Männchen dem festsitzenden Weibchen und beginnt mit ihm zu verschmelzen (Fig. 284, *3—6*). Schon die erste Annäherung eines männlichen Schwärmers an den festsitzenden ist für die übrigen das Signal zum Rückzug.

Die Verschmelzung erfolgt meistens derart, daß das farblose Ende des Männchens auf das chromatophorenführende des Weibchens trifft, doch

sind mannigfache Ausnahmen keineswegs selten (Fig. 284, *9*). Ist die Vereinigung annähernd vollendet, so rundet sich die Zygote unter Einziehung des Fußes ab, umgibt sich mit Membran und keimt (Fig. 284, *8*) schon binnen 24 Stunden. Während die Kerne sich natürlich vereinigen, verschmelzen die Chromatophoren nicht, deren Augenflecke sind sogar noch recht lange sichtbar (Fig. 284, *8*).

Die skizzierten Vorgänge sind deshalb von allgemeinem Interesse, weil wir hier zwar äußerlich gleichgestaltete, physiologisch aber verschiedene Gameten vor uns haben, und wenn man will, kann man hier schon von Eiern und Spermatozoiden reden, obgleich man sich wohl noch lieber mit dem Ausdrucke „männliche und weibliche Gameten“ begnügen möchte.

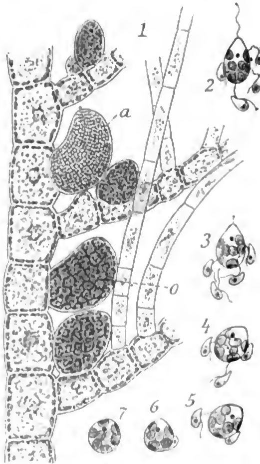


Fig. 285 n. Bornet u. Sauvageau. *Giffordia secunda* (*Ectocarpus s.*) Batters. *1* Zweig mit Antheridien (*a*) und Oogonien (*o*). *2—7* Befruchtung.

Aus den Beobachtungen ergibt sich, daß auch physiologisch differente plurilokuläre Sporangien vorhanden sein müssen, die man in dem Falle natürlich Gametangien nennen muß, und solche Gametangien sind auf verschiedene Stöcke verteilt, ob aber eine ganz scharfe Diöcie herrscht, bezweifle ich; auch monöcische Exemplare und Arten dürften vorkommen.

Für Ectocarpus globifer Kütz. und Giraudia hat Goebel eine völlig isogame Kopulation der Schwärmer aus plurilokulären Sporangien angegeben, ebenso Reinhardt für einige andere Formen. Ihre Angaben konnten nicht bestätigt werden, da an denselben Objekten bislang niemand gearbeitet hat. Wahrscheinlicher freilich sind sie durch die Untersuchungen der letzten Jahre nicht geworden. Immerhin bleibt die Möglichkeit, daß auch bei den Ectocarpaceen reine Isogamie vorkommt, durchaus bestehen, und wenn sie erwiesen würde, wäre das von besonderem Interesse, weil wir dann in der Phaeosporeengruppe alle nur wünschenswerten Übergänge von der Isogamie zur Oogamie zu verzeichnen hätten.

Die Tatsache, daß die Kopulation bei so verschiedenen Gattungen wie Ectocarpus, Scytosiphon gleichartig verläuft, legte die Vermutung nahe, daß dies auch für die ganze große Gruppe der Ectocarpaceen zutreffe. Indes hat Sauvageau gezeigt, daß in der Gattung Ectocarpus selbst nennenswerte Differenzen auftreten. Seine Untersuchungen beziehen sich auf Ect. secundus, Lebelii, Padinae u. a., welche Batters daraufhin in die neue Gattung Giffordia zusammenstellte.

Schon Bornet hatte am Ect. (Giffordia) secundus (Fig. 285) zweierlei plurilokuläre Sporangien wahrgenommen, einerseits solche mit großen Fächern, welche, intensiv braun gefärbt, relativ große Schwärmer mit

zahlreichen Scheibenchromatophoren entließen, und andererseits sehr hell gefärbte Sporangien mit sehr kleinen Fächern, welche kleine Schwärmer mit minimalem Chromatophor bildeten. SAUVAGEAU zeigte dann, daß die großen Schwärmer sich festsetzen, und daß nun die kleinen Schwärmer die letzteren befruchteten (Fig. 285, 2—7), ebenso wie das für Ect. siliculosus geschildert wurde. Hier liegen also tatsächlich auch in der Form Antheridien und Oogonien, Spermatozoiden und Eier vor, die bei E. siliculosus erst physiologisch angedeutet waren.

Antheridien und Oogonien finden sich bald zusammen auf den gleichen, bald auf getrennten Individuen der Giffordia secunda. Die Antheridien fallen dadurch auf, daß in ihnen die Spermatozoiden zwar genau so angeordnet sind wie in den plurilokulären Sporangien, daß aber feste Zellulosetrennungswände nicht beobachtet werden konnten.

Bei den übrigen Gliedern der Gattung Giffordia konnten ebenfalls Organe gefunden werden, welche zweifellos Antheridien und Oogonien sind, obwohl ihre Funktion als solche noch nicht direkt beobachtet wurde.

Zwischen Formen mit typischen Antheridien und Oogonien und dem Ect. siliculosus gibt es vielleicht noch Übergänge, z. B. erwähnt KARSAKOFF, daß Myriotrichia clavaeformis zweierlei Formen plurilokulärer Sporangien habe. In der einen werden acht größere, in der anderen 16 kleinere Gameten produziert. Gameten verschiedener Form sollen kopulieren. Die Zeichnungen freilich schaffen keine völlige Klarheit. Auch bei Myrionema findet SAUVAGEAU verschiedene Formen plurilokulärer Sporangien. Wir kommen auf diese zurück.

Aus unserem Bericht ergibt sich, daß vollkommen gleich oder ähnlich wachsende Braunalgen, die man am liebsten in die eine Gattung Ectocarpus zusammenfaßte, sich bezüglich der Fortpflanzung recht verschieden verhalten. Ähnliches kehrt nun bei den Phaeosporeen mehrfach wieder. KUCKUCK hat kürzlich gezeigt, daß die Schwärmer (aus plurilokulären Sporangien) von seinem Lithoderma fatiscens genau so kopulieren wie diejenigen von Ectocarpus; er beobachtete aber auch die Verschmelzung der Gameten von Nemoderma nach dem Muster des Ectocarpus secundus. Sind beide Gattungen wirklich verwandt, wie wir auf S. 357 annahmen, so hätten wir ein Seitenstück zu Ectocarpus-Giffordia.

Ein solches ist außerdem ziemlich sicher gegeben in der Gruppe der Sphacelariaceen. SAUVAGEAU wenigstens gibt an, daß gewisse Sphacelaria-Arten, z. B. Sph. Hystrix, Harveyana u. a. Antheridien und Oogonien in demselben Sinn erkennen lassen wie Giffordia, während bei anderen Spezies alle plurilokulären Sporangien gleichgestaltet sind. Genauere Untersuchungen liegen freilich noch nicht vor, und direkt gesehen wurde meines Wissens die Kopulation bislang bei keiner Sphacelaria, aber trotzdem kann man die Dinge wohl im obigen Sinn auffassen.

Die Beobachtungen SAUVAGEAU's an Ectocarpus secundus liefern nun einen vortrefflichen Übergang zu den Cutleriaceen.

Auf Seite 399 schilderten wir, wie die Sexualorgane aus der Kortikalschicht hervorgehen (Vergl. Fig. 286). Die Antheridien tragenden Zweiglein sind stärker verästelt als die Oogonien führenden, das ist seit THURET allbekannt. Die Entstehung des Einzelorganes entspricht derjenigen plurilokulärer Sporangien mit dem fast selbstverständlichen Unterschiede, daß in den Antheridien sehr zahlreiche, in den Oogonien relativ wenige Teilungen einsetzen. Demgemäß sind die ausschlüpfenden Spermatozoiden nur schwach gefärbt und mit sehr kleinem Chromatophor versehen, dafür ist der Kern relativ groß. Die sehr großen Eier dagegen besitzen zahl-

reiche Phaeoplasten, überhaupt reichen Inhalt. Die Cilien weichen in ihrer Stellung nicht von dem ab, was oben für größere und kleinere Schwärmer gesagt wurde. Auch bei den Spermatozoiden sind sie am deutlich sichtbaren Augenfleck inseriert.

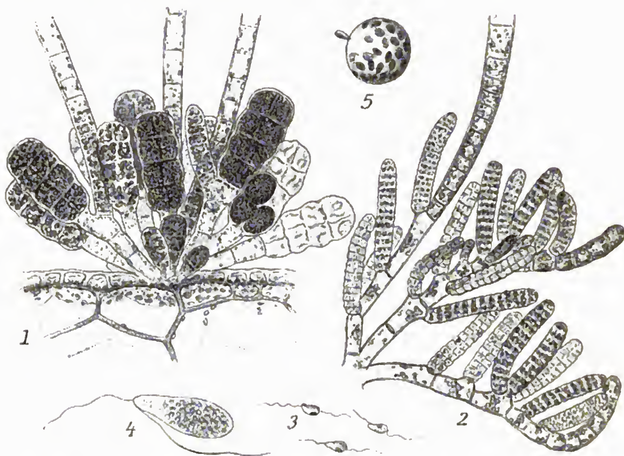


Fig. 286. *Cutleria multifida* n. THURET, REINKE u. FALKENBERG. *1* weibliche Gametangien (Oogonien). *2* männliche Gametangien (Antheridien). *3* Spermatozoiden. *4* bewegliches, *5* abgerundetes Ei im Moment der Befruchtung.

Die Eier bewegen sich eine Zeitlang, kommen dann aber zur Ruhe, indem sie sich abrunden. Ein Festsetzen mit Hilfe der Vordergeißel wird nirgends beschrieben, dagegen ein Anhaften am Substrat mit der Flanke oder mit dem dickeren Ende. Das dürfte auch seinen guten Grund in dem Umstande haben, daß die ursprünglich helle Spitze nach der Abrundung nicht bloß erkennbar bleibt, sondern auch als Empfängnisfleck funktioniert. Die Spermatozoiden umkreisen die ruhende Eizelle und eins derselben sah FALKENBERG (Fig. 286, *5*) in den Empfängnisfleck eindringen, nachdem REINKE schon früher die wesentlichsten Tatsachen festgelegt hatte.

Die Oosporen umgeben sich mit Membran und wachsen ohne Ruhezeit in der Regel zu „Aglaozonien“ heran, wie das oben (Seite 401) geschildert wurde.

Parthenogenesis.

Keimung der sexuellen Schwärmer ohne vorgängige Kopulation ist von BERTHOLD und mir bei Ectocarpus siliculosus beobachtet worden, sowohl die männlichen als die weiblichen Gameten sind zu solchem Prozeß befähigt. Die Sache spielt sich in denselben Kulturen ab, in welchen auch Kopulation stattgefunden hatte.

Parthenogenetischer Entwickelung unterliegen auch zu gewissen Zeiten und in gewissen Gegenden die Eier von Giffordia und Cutleria. Wir kommen darauf im Abschnitt über die Bedingungen der Fortpflanzung zurück.

Neutrale Schwärmer plurilokulärer Sporangien.

Bekannt ist, daß zahllose Beobachter die Schwärmer aus den plurilokulären Sporangien des Ect. siliculosus u. a. direkt keimen sahen, und daß es nur wenigen vergönnt war, die Befruchtung zu einer bestimmten Zeit wahrzunehmen. Diese Tatsache durch Parthenogenesis in der Weise zu erklären, daß diese für gewöhnlich überwiegt, und daß nur unter gewissen Bedingungen die Sexualität zur Geltung komme, läge nahe und wäre plausibel. Allein ich fürchte, die Dinge liegen hier noch komplizierter und vielleicht ähnlich wie bei der Ulothrix. Dort fand ja KLEBS Mikrozoosporen, welche sich sowohl von den Zoosporen als von den Gameten sehr deutlich unterscheiden. Ähnlich hat nun BERTHOLD darauf hingewiesen, daß bei Ect. siliculosus und wohl auch bei vielen Verwandten desselben neben den Gameten „neutrale“ Schwärmer aus plurilokulären Sporangien gebildet werden, welche ohne jede Kopulation rasch zur Ruhe kommen und keimen.

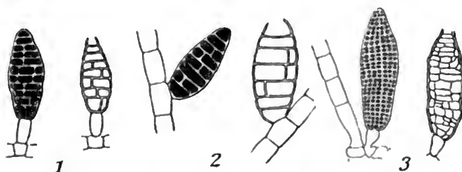


Fig. 287. *Ectocarpus Padinae* n. SAUVAGEAU. *1* Meiosporangien. *2* Megasporangien. *3* Antheridien.

Ich glaube sogar bei Ectocarpus siliculosus diese Schwärmer erkennen zu können, da sie durch Umriß, Bewegung und Lichtempfindlichkeit ein wenig von den Gameten abweichen. Die Sporangien (wir wollen sie auch neutrale nennen) freilich, aus welchen sie hervorgehen, sind in diesem Falle von den echten Gametangien nicht unterscheidbar.

In den Kulturen mit flott kopulierenden Gameten fanden sich bei BERTHOLD und mir neutrale Schwärmer nur in geringer Zahl, in anderen waren sie schon zahlreicher und schließlich kamen sie in wieder anderen Fällen allein zur Beobachtung.

Exemplare mit neutralen Sporangien und Schwärmern haben wohl allen Beobachtern vorgelegen, welche die Kopulation der Phaeosporeen vergeblich suchten. Ziemlich klar ist auch, daß äußere Einflüsse die eine oder die andere Sporangienform induzieren; leider sind aber solche noch nicht präzisiert worden.

Wenn nun auch betont werden muß, daß die Gameten und neutralen Schwärmer morphologisch nicht immer scharf trennbar sind, so gibt es doch zweifellos bei Ect. siliculosus u. a. drei physiologisch verschiedene plurilokuläre Sporangien — zweierlei Gametangien und die neutralen Sporangien, und daraus erwächst die weitere Notwendigkeit, den Begriff des

Gametangiums zu beschränken und vorläufig nicht mit KJELLMAN auf alle plurilokulären Sporangien anzuwenden. Die Unterschiede aber hervorzuheben ist deshalb erforderlich, weil SAUVAGEAU bei Giffordia Padinae dreierlei morphologisch verschiedene plurilokuläre Sporangien nachwies. Eine Sorte mit sehr kleinen Fächern nennt er zweifellos mit Recht Antheridien (Fig. 287, *3*), eine mit mittleren Meiosporangien (Fig. 287, *1*) und eine mit großen Fächern Megasporangien (Fig. 287, *2*). Leider besagen die vorliegenden Untersuchungen über die Funktion nichts genügendes, und so weiß man nicht, ob die Meio- oder die Megasporen Eier liefern. Die Schwierigkeit, diese Frage zu beantworten, steigt dadurch, daß Meio- wie Megasporen direkt keimfähig sind. Danach wäre man geneigt, beide Sorten für im wesentlichen gleichwertig zu halten; das geht aber schon deswegen kaum, weil SAUVAGEAU angibt, daß die ersten Keimungsstufen beider konstant von einander verschieden sind. Danach ist die nächstliegende Annahme, daß die eine Sorte neutrale Schwärmer, die andere Parthenosporen darstellt. Weitere Versuche müssen darüber aufklären.

Unsere Auffassung wird vielleicht beanstandet werden. Allein da wir sehen, daß bei anderen Giffordia-Arten Spermatozoiden und Eier scharf differenziert sind, wäre es kaum verwunderlich, wenn in dieser Gruppe auch die neutralen Schwärmer besser herausmodelliert wären als das bei Ectocarpus noch der Fall ist.

SAUVAGEAU fand auch Meio- und Megasporangien bei Myrionema und Ectocarpus virescens. Bei letzterer Form beträgt die Höhe der kleinen Fächer 6—7 μ, die der großen 10—17 μ. Die Keimungsprodukte der verschiedenen Schwärmer, welche keinerlei Sexualität zeigen, sind ebenso merklich verschieden wie bei Giff. Padinae. Antheridien fand man bislang nicht.

Daß die vorgetragenen Meinungen etwas gewagt sind, da wenig Beobachtungstatsachen vorliegen, hob ich schon an anderer Stelle hervor. Ich glaube aber, man soll vor Hypothesen nicht zurückschrecken, wenn sie geeignet sind, eine Übersicht über ein Chaos von Tatsachen zu verschaffen.

Aplanosporen.

Bei Ectocarpus Padinae und virescens finden sich nach SAUVAGEAU Aplanosporen. Dieselben sind modifizierte Schwärmer plurilokulärer Sporangien, und bei Ect. virescens findet man noch alle Übergänge von beweglichen zu unbeweglichen Zellen. Meistens werden die unbeweglichen Zellen nackt entleert; bisweilen keimen sie schon im Sporangium.

Vielleicht sind Aplanosporen noch weiter verbreitet. Unter den Tilopterideen zeigt sie Akinetospora pusilla (s. unten).

Literatur.

Die Titel mancher Arbeiten, welche im vorstehenden Kapitel erwähnt wurden, finden sich bereits unter den einzelnen Familien der Phaeosporeen angeführt. Man vergleiche die Literatur dort.

BATTERS, E. A., On the necessity of removing Ectoc. secundus to a new Genus. Grevillea 1893.

BERTHOLD, G., Die geschlechtl. Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. aus d. zool. Stat. Neapel 1881. **2.** p. 401.

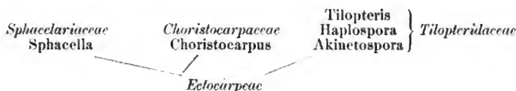
BORNET, E., Note sur quelques Ectocarpus. Bull. de la soc. bot. de France 1891. **38.**

GOEBEL, K., Zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Bot. Ztg. 1878. **36.** p. 177.

KARSAKOFF, N., Quelques remarques sur le genre Myriotrichia. Journ. de bot. 1892. **6.** p. 433.
KUCKUCK, P., Über die Paarung von Schwärmsporen bei Scytosiphon. Vorl. Mitt. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 35.
—— Beitr. z. Kenntnis einiger Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Diss. Kiel.
—— Ectocarpus siliculosus Dillw. f. varians ein Beispiel f. außerordentl. Schwankungen der plurilok. Sporangienform. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 256.
—— Nemoderma tingitana. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. Erscheint erst.
OLTMANNS, Fr., Üb. Scheinkopulation bei Ectocarpeen u. anderen Algen. Flora 1897. **83.** p. 398, mit Bemerkungen von BERTHOLD.
—— Üb. die Sexualität der Ectocarpeen. Flora 1899. **85.** p. 1.
SAUVAGEAU, C., Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. Journ. de bot. 1896. **10.** p. 357.
—— Sur l'Ectocarpus virescens Thur. et ses deux sortes de sporanges pluriloculaires. Journ. de bot. 1896. **10.**
—— Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des Ectocarpus. Ann. sc. nat. bot. 1896. 8 sér. **2.** p. 223.
—— La copulation isogamique de l'Ectocarpus siliculosus est-elle apparente ou réelle. Mém. de la soc. des sc. nat. et math. de Cherbourg 1897. **30.** p. 294.
—— Sur la sexualité et les affinités des Sphacélariées. Comptes rendus 126. p. 1672.
— Remarques sur les Sphacélariacées. Journ. de bot. 1902 u. 1903. **16** u. **17.**
THURET, G., Rech. sur les zoospores des algues etc. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3 sér. **14.** p. 214.
THURET et BORNET, Études phycologiques. 1878.

b. Akinetosporeae.

Die Beziehungen der Gattungen dieser Gruppe zu einander und zu den Phaeosporeen dürften ungefähr durch folgendes Schema gekennzeichnet sein:



1. Tilopteridaceae.

Die kleine Gruppe, repräsentiert durch die Genera: Akinetospora, Haplospora (= Scaphospora) und Tilopteris, wurde bislang in Nord- und Ostsee, an nordischen und atlantischen Küsten, sowie im Mittelmeer gefunden. Die Pflanzen treten wohl niemals in großen Mengen beisammen auf.

Trotz der hübschen Arbeiten von KJELLMAN, REINKE, KUCKUCK, SAUVAGEAU, BORNET, BREBNER u. a. weisen gerade hier unsere Kenntnisse noch recht große Lücken auf, weil immer nur gelegentliche Beobachtungen gemacht werden konnten.

Spezifisches Merkmal für die Tilopteridaceen sind die großen, unbeweglichen Monosporen.

Die in Rede stehenden Gattungen haben den Habitus mittlerer Ectocarpeen, sie besitzen auch deren Wachstumsweise (Fig. 288). Ein trichothallisches Wachstum ist bei Haplospora Vidovicchii recht deutlich, bei Haplospora globosa aber mehr oder weniger verwischt durch interkalare Teilungen an beliebiger Stelle, die übrigens auch bei der erstgenannten Form nicht fehlen.

Akinetospora und Haplospora Vidovicchii bilden durchweg monosiphone Fäden, bei Haplospora globosa dagegen und bei Tilopteris setzen speziell in den unteren Regionen Längs- und Querteilungen ein, welche den betreffenden Teil des Sprosses Sphacelarien-ähnlich erscheinen lassen.

An der Basis der Sprosse entspringen, z. B. bei Haplospora globosa, Rhizoiden, welche die Pflanze entweder direkt festheften oder zu derben, fast knöllchenförmigen Haftorganen werden. Aus solchen können event. wieder Hauptsprosse hervorgehen.

Die Zellen haben im wesentlichen den üblichen Bau der Phaeosporeenzelle. Von dem im Zentrum aufgehängten Zellkern strahlen nach allen Richtungen Plasmastränge aus, welche auch Physoden führen. Die Chromatophoren sind zahlreich scheibenförmig, rundlich bis biskuitförmig. Bei Haplospora Vidovicchii fand KUCKUCK ein pyrenoidähnliches Organ in jedem derselben. Assimilationsprodukt scheint das ominöse „Fett“ zu sein.

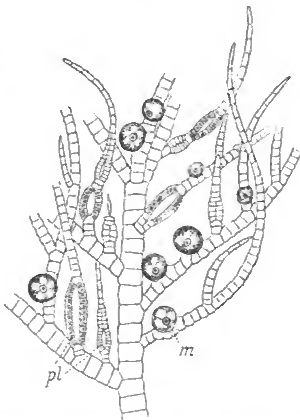


Fig. 288 n. MURRAY. *Haplospora globosa* (*Scaphospora*-Stadium) m. Monosporen. *pl* plurilokuläre Sporangien.

Fortpflanzung.

An Fortpflanzungsorganen kamen zur Beobachtung:

1. Unilokuläre Sporangien bei Akinetospora pusilla durch BORNET u. a. (Fig. 289, *4*), bei Heterospora Vidovicchii durch KUCKUCK. Dieselben, annähernd kugelig, sind bei ersterer Form mit einzelligem Stiel versehen, bei letzterer sitzend (Fig. 289, *1*, *2*). Die relativ großen Zoosporen (Fig. 289, *3*) beherbergen ziemlich zahlreiche Chromatophoren, sie sind nierenförmig und tragen die Cilien in der Einbuchtung. Gegen Licht scheinen sie kaum empfindlich zu sein. KUCKUCK sah sie eigenartige rotierende Bewegungen um die festgeheftete Spitze der Vordergeißel ausführen. Statt der Zoosporen treten auch Aplanosporen auf.

2. Plurilokuläre Sporangien mit großen Fächern und großen Schwärmern, die zahlreiche Chromatophoren bergen, schildert BORNET an Akinetospora pusilla (Fig. 289, *5*). Die Schwärmer keimen direkt ohne irgend ein Anzeichen von Sexualität, ja sie können in den Sporangien keimen und auch im unbeweglichen Zustande (als Aplanosporen) entleert werden, um dann sofort auszuwachsen.

3. Bei Haplospora globosa (= Scaphospora speciosa s. unten) und bei Tilopteris werden Organe gebildet, die wir indifferent plurilokuläre Sporangien, wenn wir aber kühn sein wollen, Antheridien nennen können. Sie liegen in der Kontinuität kurzer, haarartig endender Seitenzweiglein (Fig. 290, *1*), sind relativ breit, fast keulig, aber nicht fest, sondern innen hohl, wie ein Längsschnitt (Fig. 290, *3*) leicht ergibt, d. h. die kleinen, schwärmerbildenden Zellen liegen in einer Schicht mantelartig um den mittleren Hohlraum. Dieser entsteht aus dem monosiphonen Seitenast dadurch, daß in den Gliederzellen nicht bloß Quer-, sondern auch radiale Längsteilungen einsetzen, und daß dann die auf diesem

Wege gebildeten Elemente an ihrer axilen Berührungsstelle auseinander weichen. Die zahlreichen Zellen eines plurilokulären Sporangiums führen sehr große Kerne. Der Inhalt jeder schlüpft als Schwärmer durch ein seitliches Loch aus. Die Schwärmer haben nur wenige (zwei bis drei) kleine Chromatophoren, im übrigen aber die übliche Form der Phaeophyceenschwärmer. Die aus den eben geschilderten Organen gebildeten Schwärmer als Spermatozoiden mit Reinke u. a. zu betrachten, liegt sehr nahe, doch ist irgend ein experimenteller Nachweis nicht erbracht.

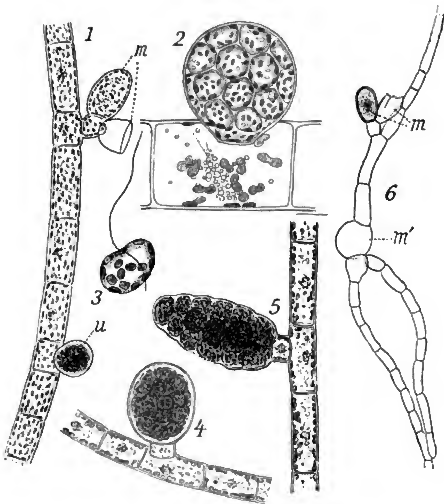


Fig. 289 n. Kuckuck, Bornet u. Sauvageau. *1 Heterospora Vidovicchii* Kck.; Zweig mit unilokulärem Sporangium (*u*) und Monosporen (*m*). *2* dies.; unilokuläres Sporangium. *3* dies.; Zoospore. *4 Akinetospora pusilla;* unilokul. Sporangium. *5* dies.; plurilokul. Spor. *6* dies.; Pflänzchen mit Monosporangien (*m*) aus einer Monospore (*m′*) hervorgegangen.

4. Noch interessanter als die plurilokulären Sporangien sind diejenigen Organe, welche mit Sauvageau wohl am besten als Monosporangien bezeichnet werden. Sie sitzen bei Heterospora Vidovicchii und Akinetospora pusilla auf einem einzelligen Stiel den längeren Fäden (Fig. 289, *1*, *6*) seitlich an, bei Tilopteris nehmen sie, gewöhnlich zu zweit beisammen (Fig. 290, *2*), genau dieselbe Stellung ein wie die plurilokulären Sporangien, und bei Haplospora (Scaphospora) globosa endlich stehen sie entweder am Ende wenigzelliger Seitenzweige (Fig. 290, *6*) oder aber sie erscheinen einem Faden gleichsam eingesenkt (Fig. 290, *4*, *5*, 288). Zwischen den beiden letzten Extremen sind Übergänge vorhanden (s. unten).

Die Monosporangien können mit den uni- oder plurilokulären Sporangien auf demselben Individuum vereinigt sein (Fig. 288), doch sind auch Exemplare häufig, welche die Monosporen allein tragen. Das trifft besonders bei der Hapl. globosa zu, welche viele Individuen dieser Art hervorbringt; daneben kommen dann

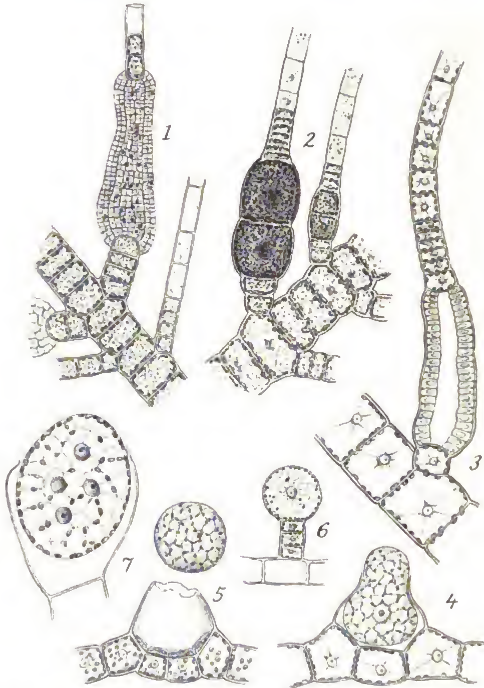


Fig. 290 n. Bornet u. Reinke. *1 Tilopteris Mertensii* mit plurilok. Sporangien. *2* dies. mit Monosporen. *3 Haplospora globosa* (*Scaphospora speciosa*); plurilok. Sporangien im Längsschnitt. *4*, *5* dies.; Monosporen des „*Scaphospora*-Stadiums". *6*, *7* dies.; Monosporen des „*Haplospora*-Stadiums."

andere Exemplare zum Vorschein, welche eingesenkte Monosporen zahlreich neben ebensovielen plurilokulären Sporangien produzieren. Diese verschiedenen Organe pflegen den Seitenästen an derjenigen Seite aufzusitzen, welche dem Hauptsprosse zugewandt ist (Fig. 288).

Die skizzierten Individuen der Haplospora globosa differieren so erheblich, daß früher die ausschließlich Monosporen führende Form als Haplospora, die andere mit mono- und plurilokulären Sporangien als Scaphospora bezeichnet wurde. Schon REINKE vermutete deren Zusammengehörigkeit, und BREBNER fand tatsächlich, wie ich SAUVAGEAU's Arbeit entnehme, alle in Frage kommenden Fortpflanzungsorgane auch auf einem Individuum vereinigt. Wir werden danach in Zukunft von einem Haplospora- und einem Scaphosporastadium sprechen.

Die meisten Monosporangien führen einen großen Zellkern in der Mitte, zunächst umgeben von dichtem Plasma (Fig. 290, *4*, *6*), weiter auswärts liegen Vakuolen, durch Plasmalamellen getrennt, diese „Waben“ erscheinen sehr regelmäßig angeordnet und es ist nicht schwer, zwei bis drei konzentrische Wabenkreise zu erkennen. Den Wabenwänden sind Physoden und Chromatophoren eingelagert. Letztere häufen sich naturgemäß an der Peripherie an, und dort findet sich nach REINKE auch meistens reichlich „Phaeophyceenstärke“ ein. Nach diesem Autor sind außerdem die Hohlräume der Waben bei Haplospora mit schleimiger Masse gefüllt.

Während nun bei den meisten Tilopterideen in dem Monosporangium nur ein zentraler Kern gefunden wird, beherbergt Haplospora globosa meistens deren vier in dem Haplospora-Stadium (Fig. 290, *7*), während freilich in der Scaphospora-Stufe (Fig. 290, *4*) nur ein solcher zu bemerken ist.

Ist das Monosporangium reif, so reißt es an seinem Scheitel auf und der gesamte Inhalt tritt als Monospore heraus (Fig. 290, *5*). Diese hatte schon in der Mutterzelle eine eigene feste Haut erhalten, sie keimt ziemlich rasch; nach einer Seite werden Rhizoiden, nach der anderen assimilierende Fäden gebildet (Fig. 289, *6*), und SAUVAGEAU erhielt in seinen Kulturen schon an jungen Pflänzchen neue Monosporen (Fig. 289, *6*).

Die Monosporen des Scaphospora-Stadiums sind membranlos, ihre Keimung wurde nicht beobachtet; REINKE sah sie rasch zugrunde gehen. Daraus schließt der Autor, daß hier wohl Eier vorliegen, welche event. von den gleichzeitig gebildeten Schwärmern aus plurilokulären Sporangien möchten befruchtet werden. Doch ist Positives auch bei Scaphospora nicht beobachtet.

Nun ist bislang kein Beobachter darüber in Zweifel gewesen, daß die Monosporen überall gleichwertige Organe sind, es ist also nur konsequent, wenn REINKE, KUCKUCK u. a. auch die Monosporen der übrigen Formen als Eier betrachten, deren Sexualität verloren gegangen ist.

Die Auffassung läßt sich verteidigen; indes hat ihr SAUVAGEAU eine andere gegenübergestellt, wonach die Monosporen den Brutknospen der Sphacelarien homolog sind. Ich persönlich kann mich ebenfalls nicht für die REINKE'sche Annahme erwärmen; ihm zuzustimmen hindern mich die vierkernigen Monosporen und ferner die Tatsache, daß Haplospora pusilla uni- wie plurilokuläre Sporangien besitzt, welche letzteren man doch als Sexualorgane, wenigstens bis auf weiteres, betrachten wird. Mit SAUVAGEAU glaube ich, daß zunächst in dieser Richtung von neuem zu untersuchen sein wird.

Die mehrkernigen Monosporen der Haplospora globosa haben mir den Gedanken nahegelegt, ob diese Organe vielleicht von Sporangien, speziell unilokulären, herzuleiten seien, welche ohnehin Neigung zeigen, Aplanosporen zu bilden. Ihre Stellung an den Hauptsprossen bei Akinetospora, Haplospora globosa und Tilopteris widerspricht dem nicht, und auch der Umstand, daß bei Hapl. Vidovicchii und H. pusilla die Monosporen auf Stielchen sitzen, welche den unilokulären Sporangien dort meistens fehlen, beweist deswegen nicht viel gegen unsere Meinung, weil KUCKUCK Übergänge fand.

Die Hypothese ließe sich mit der SAUVAGEAU'schen sehr wohl vereinigen, falls die Brutknospen der Sphacelarien auch einzelnen Sporangien oder ganzen Sporangialästen gleichwertig sind, wie wir oben hervorhoben.

Nach allem würde man wohl mit SAUVAGEAU annehmen müssen, daß die Tilopterideen, von den Ectocarpeen ausgehend, eine den Sphacelarien mehr weniger parallele Reihe bilden, welche speziell vielleicht durch Choristocarpus-ähnliche Formen den ersteren genähert wird. Doch hier helfen kaum Hypothesen; hoffen wir, daß bald Tatsachen die großen Lücken ausfüllen, welche noch klaffen.

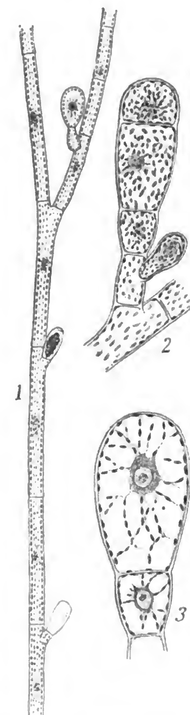


Fig. 291. *Choristocarpus tenellus* Zan. n. KUCKUCK. *1* Faden mit Brutknospe und unilokulären Sporangien. *2*, *3* Brutknospen.

Literatur.

BORNET, E., Les Algues de P.-R.-A. Schousboe. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg 1892. **3.** sér. **8.** p. 165.
BREBNER, G., On the classification of the Tilopteridaceae. Bristol Naturalists soc. proc. 1896/97. **8.**
KJELLMAN, F. R., Bidrag till kännedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterideer. Diss. Upsala 1872.
KUCKUCK, P., Üb. Schwärmsporenbildung bei d. Tilopterideen u. üb. Choristocarpus tenellus (Kütz.) Zanard. Pringsh. Jahrb. **28.** p. 290.
REINKE, J., Fragment aus d. Naturgeschichte d. Tilopterideen. Bot. Ztg. 1889. **47.** p. 101.
SAUVAGEAU, C., Les Acinetospora et la sexualité des Tiloptéridacées. Journ. de Bot. 1899. **13.** p. 107—127.

2. Choristocarpaceae.

Choristocarpus tenellus wurde zwar vielfach in der Literatur erwähnt, genaue Auskunft erhielten wir aber erst durch KUCKUCK über die Alge.

Sie kommt spärlich im Mittelmeer vor und gleicht im Habitus einem schwach verzweigten Ectocarpus. Die Fäden sind auch monosiphon gebaut wie bei jener Gattung, wachsen aber mit einer Scheitelzelle etwa wie Sphacella und beherbergen auch wie diese zahlreiche Chromatophoren in den Gliederzellen (Fig. 291).

Uni- und plurilokuläre Sporangien sind gefunden worden, und zwar bislang auf getrennten Individuen.

Die unilokulären Sporangien entlassen relativ wenige große Zoosporen, welche im Bau denjenigen von Haplospora Vidovicchii in der Hauptsache gleichen.

Mit den unilokulären Sporangien auf den gleichen Exemplaren (Fig. 291, *1*), gelegentlich auch ohne die ersteren, aber niemals mit plurilokulären Sporangien zusammen, finden sich Brutknospen von etwa keulenförmigem Umriß (Fig. 291, *2*). Dieselben sitzen auf einzelligem Stiel und sind selber ein- bis dreizellig, doch überwiegen zweizellige Formen (Fig. 291, *3*). Als Inhalt führen die großen Zellen einen zentralen Kern, die üblichen Plasmastränge und in diesen Chromatophoren usw. Die Brutknospen fallen, wie diejenigen der Sphacelariaceen, von ihren Stielen ab und keimen dann aus.

In seiner Wachstumsweise und im Habitus hat FALKENBERG's Discosporangium mancherlei Ähnlichkeiten mit Choristocarpus, es weicht aber durch die seltsamen scheibigen, plurilokulären Sporangien wesentlich ab. Weitere Untersuchungen müssen wohl noch über die Stellung dieser Alge entscheiden.

Pleurocladia lacustris, welches KJELLMAN noch hierher rechnet, ist nach den Untersuchungen von KLEBAHN und WILLE zweifelsohne eine gewöhnliche Ectocarpee.

Wohin die Choristocarpeen zu zählen sind, ist momentan wohl noch schwer zu sagen. Man sondert sie wohl am besten mit KUCKUCK als kleine Familie ab. Das Wachstum durch eine Scheitelzelle erinnert unweigerlich an die Sphacelarien, und auch die Brutknospen weisen um so mehr auf diese hin, als die ersten Stufen einer Sphacelaria-Brutknospe, wie KUCKUCK betont, zweifellos mit den gleichnamigen Organen der Choristocarpeen übereinstimmen.

Andererseits haben die Zoosporen unverkennbare Ähnlichkeit mit denjenigen der Tilopterideen, und auch die Brutknospen kann man mit den Monosporen in Parallele bringen — in einem Falle wird die ganze Riesenzelle abgeworfen, im anderen schlüpft nur der Inhalt aus der Muttermembran aus.

Immerhin scheinen mir die Ähnlichkeiten mit den Sphacelarien größer zu sein, und ich wäre geneigt, die Choristocarpeen der Sphacella u. a. zu nähern, und zwar um so mehr, als die unilokulären Sporangien dieser fast genau die gleiche Stellung und Anordnung haben wie die Brutknospen des Choristocarpus.

Damit käme man dann wieder darauf, die Fruchtäste und die Brutknospen zu parallelisieren und von neuem die Frage nach dem Ersatz der unilokulären Sporangien durch Brutknospen zu diskutieren, welche schon für die Sphacelarien und Tilopterideen angeregt wurde. Auch hier, das sei nochmals betont, wurden bislang zwar uni-, nicht aber plurilokuläre Sporangien mit den Brutknospen zusammen (auf gleichem Individuum) gefunden.

Literatur.

FALKENBERG, P., Über Discosporangium, ein neues Phaeosporeengenus. Mitt. der zool. Stat. Neapel 1879. **1.** p. 54.

KUCKUCK, P., Üb. Schwärmsporenbildung bei d. Tilopterideen u. üb. Choristocarpus tenellus (Kütz.) Zan. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.** p. 305.

c. Cyclosporeae.

Die Gruppe gliedert sich recht scharf in zwei Familien:

1. **Dictyotaceae.** Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch unbewegliche, nackte Sporen, welche zu viert im Sporangium entstehen. Daneben geschlechtliche Fortpflanzung. Sexualorgane oberflächlich.

2. **Fucaceae.** Keine ungeschlechtliche, nur geschlechtliche Fortpflanzung. Die Sexualorgane sitzen in Konzeptakeln, d. h. in flaschenförmigen Vertiefungen der Rinde.

1. Dictyotaceae.

Als Typus der oben genannten Gruppe wird gewöhnlich Dictyota dichotoma betrachtet, eine Pflanze von 10—20 cm Größe, deren bandförmige Sprosse alle in einer Ebene dichotom verzweigt sind (Fig. 292). Taonia atomaria hat einen ähnlichen Wuchs, ist aber mehr polytom zerschlitzt, Padina Pavonia — „Orecchio di mare" — bildet flache, blattartig-fächerförmige Sprosse, welche meist mehr oder weniger trichterförmig zusammengerollt sind (Fig. 293, 2), Dictyopteris (Haliseris) endlich hat in einigen Spezies eine derartige Ähnlichkeit mit Fucus-Arten, daß Anfänger und „Fortgeschrittene" sie bei flüchtiger Betrachtung mit diesem Tang verwechselten (Fig. 294).

Die Dictyotaceen sind Bewohner aller wärmeren Meere und als solche z. B. im Mittelmeer ungemein häufig; einzelne Arten dringen weiter nach Norden vor, so wird Taonia noch an den englischen Küsten gefunden, und Dictyota dichotoma ist bis Skandinavien gewandert, bei Helgoland trifft man sie daher noch reichlich.

Die Dictyotaceenvegetation gedeiht mit Vorliebe wenige Meter unter der Oberfläche, doch sind viele Formen gegen Lichtdifferenzen sehr unempfindlich, deshalb geht z. B. Dictyota bei Neapel weit in schattige Grotten hinein und steigt auch in nennenswerte Tiefen hinab.

Unsere Kenntnis der Gruppe gründet sich wesentlich auf die Arbeiten von Nägeli, Thuret, Cohn, Reinke und Williams; systematische Bearbeitungen gaben Agardh, Vinassa u. a.

Vegetationsorgane.

Dictyota. Die ursprünglich nackten Aplano- und Oosporen der Dictyota dichotoma umgeben sich mit Membran und wachsen bald zu zylindrisch-keulenförmigen Keimlingen heran (Fig. 292, 2). Die letzteren bilden durch seitliche Verzweigung runde Äste, und zwischen solche können nach Reinke noch nachträglich andere adventiv eingeschoben werden. Da einzelne dieser Äste sich zu langen, horizontalen Ausläufern entwickeln, entsteht ein Rhizom. Das Ganze wird durch meist büschelig gestellte Wurzelhaare am Substrat befestigt.

Die Rundtriebe gehen später an ihren Spitzen in die bandförmigen, langen Flachsprosse über, welche sich dichotom in einer Ebene verzweigen (Fig. 292, *1*), event. auch Adventiväste bilden.

Die Rundsprosse bauen sich aus einer axilen Reihe großer, wenig gefärbter Zellen auf, welche von einem einschichtigen Mantel kleiner, chromatophorenreicher Rindenzellen umgeben werden (Fig. 292, *7*). Die Flachsprosse sind analog gebaut: eine mittlere, großzellige Schicht (Fig. 292, *4*, 295), nur aus einer Zelllage bestehend, wird beiderseits von kleinzelliger Rinde bedeckt, welche natürlich an den Rändern der Bänder zusammenschließt. Man wird kaum fehl gehen, wenn man mit Hansen die Rinde als Assimilationsgewebe, die Mittelschicht als Speicherzellen auffaßt.

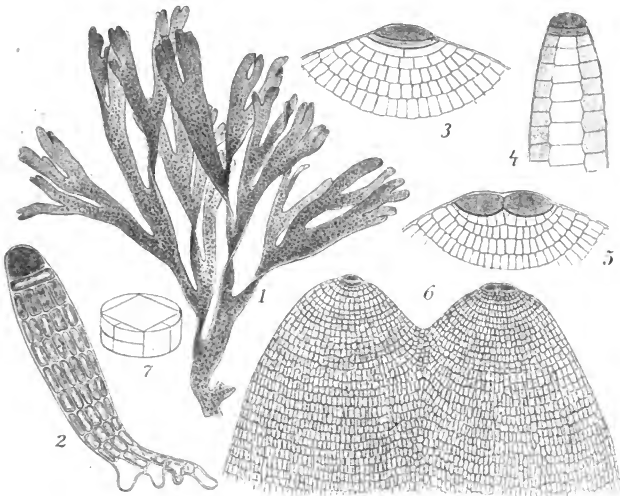


Fig. 292. *Dictyota dichotoma* n. Thuret, Cohn u. Präp. Gruber. *1* Habitusbild. *2* Keimling n. Cohn. *3* Sproßscheitel von der Fläche. *4* ders. im Längsschnitt. *5* Sproßscheitel mit beginnender Dichotomierung. *6* ders. schwach vergrößert. *7* Querschnitt eines Keimlings.

Rund- und Flachsprosse wachsen mit einer charakteristischen Scheitelzelle, wie das für die ersteren Cohn, für die letzteren Nägeli beschrieb.

An den runden Trieben gliedert die Scheitelzelle durch einfache Querwände scheibenförmige Segmente ab (Fig. 292, *2*) und diese zerfallen durch vier exzentrische Längswände in eine große zentrale und vier periphere Zellen (Fig. 292, *7*), welche letzteren dann in viele kleinere zerlegt werden.

Die Scheitelzelle der Flachsprosse (Fig. 292, *6*) gleicht, von der Fläche derselben betrachtet, einer bikonvexen Linse, sie gliedert durch uhrglasförmige Wände ein Segment nach dem andern ab; die Segmente zerfallen

zunächst durch eine mittlere Längswand (Fig. 292, *3*), um sich dann, wenigstens oberflächlich, in zahlreiche Zellen zu zerlegen. Ein axiler Längsschnitt senkrecht zur Fläche des Laubes zeigt ein Bild der Scheitelzelle (Fig. 292, *4*), wie es ähnlich auch von einem Rundtrieb erhalten werden könnte. Man sieht leicht, daß auch hier durch exzentrische Längswände die beiden Rindenschichten vom Mittelkörper abgetrennt werden.

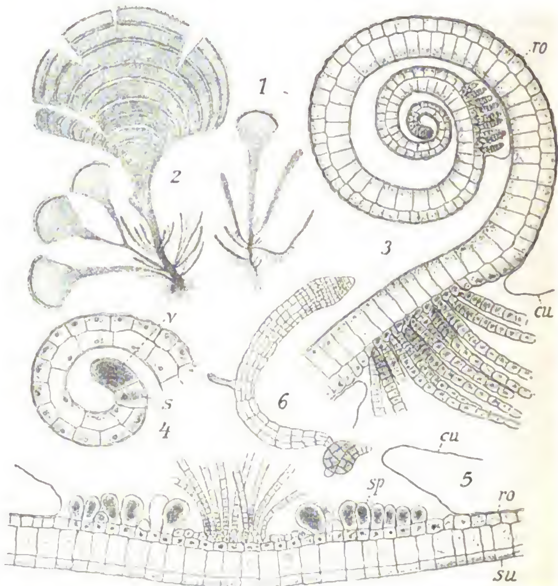


Fig. 293. *Padina Pavonia.* Orig. n. Präp. Gruber. *1* junge, *2* halberwachsene Pflanze. *3* Schnitt durch den gerollten Scheitel. *4* dass. stärker vergr. *5* Schnitt durch Haarleiste und Sorus. *6* Keimling n. Reinke. *v* Randzelle. *s* Segment. *su* untere, *ro* obere Rinde. *cu* Cuticulaähnliche Lamelle. *sp* Sporangien.

Die dichotome Verzweigung (Fig. 292, *6*) der Bänder beginnt mit der Bildung einer axilen Längswand (senkrecht zur Laubfläche) in der Scheitelzelle selber (Fig. 292, *5*). Nachdem die beiden Hälften sich etwas vergrößert haben, entsteht in jeder eine uhrglasförmige Wand, welche ein wenig schräg auswärts gerichtet ist (Fig. 292, *5*). So sind zwei neue Scheitelzellen konstituiert, mit deren Hilfe nun zwei divergierende Sprosse erzeugt werden.

Nach Reinke bleiben die am Rande der Flachsprosse liegenden Teile der Segmente relativ lange teilungsfähig; aus ihnen können bisweilen recht

zahlreiche Adventiväste hervorgehen. Vereinzelt entstehen sie auch aus der Fläche des Thallus; alles das besonders nach Verletzungen der Hauptsprosse.

Padina Pavonia hat auf jugendlichen Stadien etwa das Aussehen der Fig. 293, *1*. Der untere Teil des Pflänzchens liegt dem Substrat auf und ist diesem mit Rhizoiden angeheftet, der spatelförmige Hauptsproß aber erhebt sich fast senkrecht von demselben. In der Figur konnte das nicht wohl zum Ausdruck gebracht werden. Vom Hauptsproß gehen seitliche Achsen aus, welche ebenfalls mit ihren basalen Regionen angeheftet, mit dem Oberteil aber frei sind (Fig. 293, *1*). Alle aufstrebenden Sprosse sind anfänglich rund, verbreitern sich aber später an ihrer Spitze zu den breiten fächerförmigen Körpern, von denen wir schon oben sprachen (Fig. 293, *2*). Da die ältesten Fächersprosse auch noch ziemlich weit nach oben (Fig. 293, *2*) nicht wenige Seitenglieder erzeugen, welche nicht mehr am Substrat haften, so entsteht ein einigermaßen kompliziertes System von Flachsprossen. *Padina.*

Das aber, was wir eben schilderten, stellt noch nicht die ganze Pflanze dar; nach Reinke nämlich liefern die Keime der Padina durch scheinbar regellose Teilungen einen kugeligen bis birnförmigen Körper, welcher sich am Substrat festheftet. Von diesem Zentralknoten wölben sich einzelne Zellen vor und entwickeln sukzessive eine Anzahl Sprosse, welche mit der Basis dem Substrat aufliegen und sich früher oder später aufrichten (Fig. 293, *6*). Verstehe ich Reinke recht, so wäre der in Fig. 293, *1* wiedergegebene einer von diesen Sprossen.

Will man die Befunde deuten, so müßte man den Zentralknoten wohl als reduzierte primäre Achse der Pflanze auffassen, die großen breiten Gebilde als deren Seitenachsen. Solche Dinge sind ja für Aglaozonia bereits beschrieben, wir werden ähnlichen Erscheinungen bei Placophora, Pollexfenia, Leveillea usw. noch wieder begegnen.

Die jungen, gerundeten Sprosse der Padina besitzen eine Scheitelzelle nach dem Muster der Dictyota. Solche bleibt bis zu dem Augenblick in Tätigkeit, in welchem die Verbreiterung des Thallus beginnt; dann wird sie durch einige Längswände zerlegt, und ihre Produkte bilden eine sog. Scheitelkante, will sagen eine Reihe teilungsfähiger Zellen, welche durch Vermehrung in radialer und tangentialer Richtung erst die Spatel-, dann die Fächerform liefert.

Die Scheitelkante bleibt aber nicht flach, sondern infolge gesteigerten Wachstums auf der Oberseite (welches nach Bitter durch das Licht induziert wird) rollt sie sich bald nach ihrer Entstehung mantelartig ein. Dann gewähren Radialschnitte durch den Rand das Bild der Fig. 293, *3*, welches lebhaft an Farnblätter erinnert. Die von den Randzellen abgeschiedenen Segmente werden nach Nägeli durch eine Wand parallel zur Fläche zerlegt, jedoch ist dieselbe ein wenig exzentrisch nach außen (oben) verschoben (Fig. 293, *4*). Damit ist zunächst die Rinde der Oberseite (*ro* Fig. 293, *3*) gegeben, diejenige der Unterseite (*su* Fig. 293, *5*) wird erst viel später abgetrennt und schließlich kann auch die mittlere Zellschicht in zwei oder mehr Lagen zerfallen.

Taonia Atomaria bildet ebenfalls zunächst einen Zentralknoten. Die aus ihm hervorgehenden Sprosse, welche übrigens kein ausgeprägtes Rhizom bilden, zeigen nur für ganz kurze Zeit eine Scheitelzelle; sie verbreitern sich nach wenigen Teilungen derselben und erhalten damit sofort eine Scheitelkante, in der sich das übliche Randwachstum vollzieht, nicht selten mit dem Unterschiede, daß die Initialen durch schräg gestellte Wände *Taonia.*

keilförmig erscheinen. Die Gabelung oder mehrfache Zerspaltung des flachen Sprosses erfolgt einfach dadurch, daß einzelne Gruppen von Initialen im Wachstum dauernd gehemmt werden. Der Zentralteil des erwachsenen Thallus ist hier mehrschichtig.

Haliseris. Haliseris (Dictyopteris) polypodioides (Fig. 294) endlich zeigt an den Keimlingen wieder einen „Zentralknoten“ mit rhizomartigen Bildungen (Fig. 294, *2*). Dem Knoten entspringen in verschiedener Form die eigentlichen Sprosse, die schon sehr zeitig eine flächenförmige Verbreiterung auf-

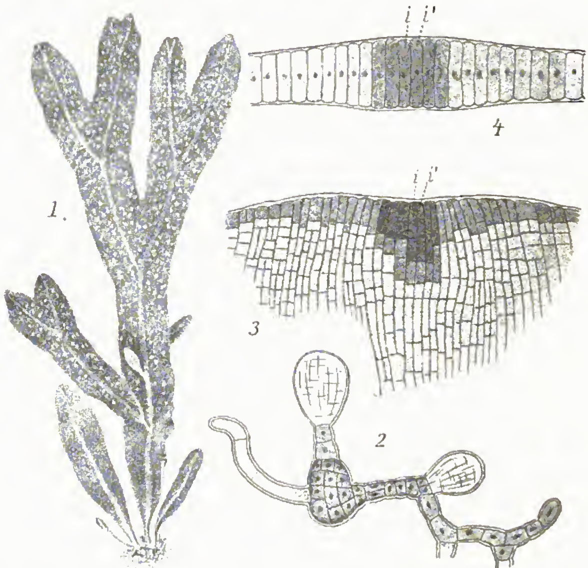


Fig. 294. *Haliseris polypodioides.* *1* Habitusbild. Orig. *2* Keimpflanze n. Reinke. *3* Scheitel von der Fläche gesehen n. dems. *4* ders. von oben; Präp. Gruber. *i*, *i'* Initialen.

weisen (Fig. 294, *2*). In unserem Fall ist aber nicht das übliche Randwachstum zu verzeichnen, sondern es finden sich, wie Reinke und Kny zeigten, und wie auch Ed. Gruber wieder beobachtete, über dem Ende der Mittelrippe einige wenige Zellen (Fig. 294, *3*), welche man gewöhnlich als Initialen bezeichnet. Sie sind durch ihren Inhalt alsbald kenntlich, und sie liegen in einer einfachen Reihe, wie aus einer Scheitelansicht (Fig. 294, *4*) leicht zu ersehen ist. Ich glaube, man könnte hier noch besser von Scheitelzellen reden, denn eine einfache Überlegung zeigt, daß die mit *i* und *i'* bezeichneten Elemente die ganz bevorzugt teilungsfähigen sein müssen.

Damit nähert sich die Sache wesentlich den Erscheinungen, die wir für Fucus und Hormosira zu beschreiben haben werden, und an diese Tange erinnert auch der anatomische Aufbau von Haliseris. Die zweischichtige Laubfläche geht in der Mitte in die mehrschichtige Mittelrippe über und diese läßt einen zentralen Teil nebst Rinde leicht erkennen. Auch ein sekundäres Dickenwachstum ist wie bei Fucus an der Basis der Sprosse nachzuweisen; nach JOHNSON spielt es sich ebenso ab wie bei jener Gattung (s. unten).

Die meisten Dictyotaceen bilden farblose oder doch nur schwach gefärbte Haare („Sproßfäden"), welche sich, wie in so vielen Fällen, mit der Beleuchtung vermehren resp. vermindern. *Haare.*

Dictyota und Haliseris haben Haarbüschel, welche mehr oder weniger regelmäßig über den Thallus verteilt sind; bei Padina und Taonia dagegen finden sich Querbinden (Fig. 293), welche dem wachsenden Rand annähernd parallel verlaufen: Die Haarbänder korrespondieren auf Ober- und Unterseite nicht, sondern alternieren miteinander, sie sind auch meist verschieden entwickelt; die Oberseite pflegt auf Grund stärkerer Beleuchtung bevorzugt zu sein.

Nach BITTER können bei Padina infolge von Kontakt an Stelle der Haare Rhizoiden auftreten, die ja in den unteren Regionen ohnehin reichlich gegeben sind.

Die Haare entstehen als Auswüchse größerer Rindenzellgruppen (Fig. 293, *3*, *5*), und schon NÄGELI schildert, wie bei der radialen Streckung der jungen Haare die äußerste Schicht der Mutterzellmembran Cuticula-ähnlich abgehoben wird (Fig. 293, *3*, *5*, *cu*). Auch ein Teil der Wandungen, welche die Haare produzierenden Rindenzellen trennten, bleibt in Gestalt dünner Leisten resp. Lamellen an der Cuticula hängen.

Die Zellen der Dictyotaceen haben, soweit bekannt, normale, getüpfelte Wände, welche bei Padina besonders auf der Oberseite mit Kalk mehr oder weniger inkrustiert werden. Im Zentrum der großen Mittelzellen findet sich der Zellkern umgeben von Plasma, das nach allen Richtungen Strahlen gegen den Wandbelag sendet (Fig. 295, *1*, *2*). Die Chromatophoren sind zahlreich, klein, linsenförmig. Nach den Angaben von HANSEN sind sie gegen Alkohol empfindlich, sie zerfließen in demselben. Daß diese Organe besonders in den Rindenzellen liegen, bedarf wohl kaum der Erwähnung. Ihre Produkte sind ölartige Substanzen; darüber vergleiche man das Kapitel Assimilation. *Zellenbau.*

Auch über die Kernteilungen und über Centrosomen wolle man den entsprechenden Abschnitt im allgemeinen Teile nachlesen. MOTTIER untersuchte das.

Fortpflanzung.

Als Fortpflanzungsorgane kommen in Betracht: Aplanosporen (Tetrasporen), Oogonien und Antheridien.

Zur Bildung der Aplanosporen wölben sich Rindenzellen unter Füllung mit dichten Plasmamassen über die Oberfläche der Sprosse vor. Geschieht das von mehreren benachbarten Zellen gleichzeitig, so wird auch eine „Cuticula" abgehoben, wie bei der Haarbildung. Die vorgewölbte, große Zelle gliedert nach unten eine inhaltsarme Basalzelle ab, welche in der Kontinuität der Rinde verbleibt (Fig. 295, *1*), sie selbst aber teilt sich nach MOTTIER fast genau so wie eine Sporenmutterzelle höherer Gewächse in vier Tochterzellen (nur bei Zonaria werden deren acht gebildet). Die *Aplanosporen.*

Ähnlichkeiten gehen nach MOTTIER so weit, daß sogar eine Reduktion der Chromosomenzahl beim ersten Teilungsschritt zu verzeichnen ist; die vegetativen Thalluszellen haben 32, die Tetrasporen 16 Chromosomen.

Die vier Tochterzellen, ihrer Entstehung gemäß gelagert wie die Tetrasporen der Florideen, bleiben dauernd membranlos, sie verlassen auch in diesem Zustand durch einen Riß oder eine Öffnung die Mutterzellhaut und keimen dann direkt, ohne eine Eigenbewegung ausgeführt zu haben. BITTER und ältere Beobachter fanden auch eine Auskeimung der Sporangien vor der Entwickelung der Sporen.

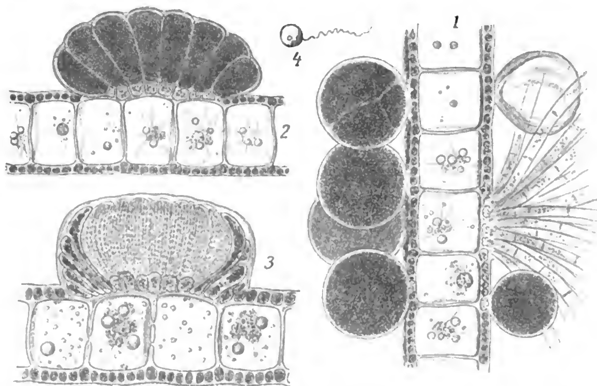


Fig. 295. *Dictyota dichotoma* n. THURET. Thallusquerschnitte, *1* mit Sporangien, *2* mit weiblichem, *3* mit männlichem Sorus. *4* Spermatozoid n. WILLIAMS.

Die geschilderten Sporangien stehen bei allen bekannten Spezies auf besonderen Individuen. Bei Dictyota sind sie über beide Seiten der Laubfläche zerstreut, bei Padina dagegen entwickeln sie sich in der Regel nur auf der Unterseite, und zwar im Anschluß an die Haarleisten (Fig. 293, *5*) derart, daß zu beiden Seiten eines solchen Sporangien entstehen. Da die Haare häufig — nicht immer — während der Sporangienbildung zugrunde gehen, werden auch äußerlich die sporenbildenden Zonen als braune Doppellinien sichtbar (Fig. 293, *2*). Bei Taonia Atomaria ist wieder der Anschluß an die Haarleisten zu erkennen. Sie stehen hier auf beiden Thallusflächen, und da die Haarlinien vielfach zickzackartig verlaufen, geschieht das Gleiche mit den Sporangienlinien. Doch kommen auch Sporangien über die Thallusfläche unregelmäßig zerstreut vor.

Prinzipiell in gleicher Weise bildet Halopteris die Sporangien in kreisförmigen Zonen um die Haarbüschel, deren Orientierung wir oben schilderten. Für Zonaria gilt in der Hauptsache dasselbe.

Sexualorgane. Die **Sexualorgane** sind wieder bei Dictyota am besten untersucht (durch THURET). Oogonien und Antheridien stehen bei dieser Gattung auf verschiedenen Individuen. Die Oogonien sitzen in Haufen (Sori) beisammen

(Fig. 295, *2*). Zwecks Bildung derselben wölben sich Gruppen von Rindenzellen weit vor, erhalten dichten, dunkelbraunen Inhalt und gliedern schließlich nach unten (innen) eine Basalzelle ab (Fig. 295, *2*). Die Antheridien entstehen ebenso, doch bleiben die äußersten Zellen eines Sorus steril und bilden, wie aus Fig. 295, *3* leicht ersichtlich, eine becherartige Hülle um die eigentlichen Antheridien. Diese besitzen eine Basalzelle wie die Oogonien, stellen aber ihrerseits ein plurilokuläres Sporangium mit sehr zahlreichen und ungemein regelmäßigen Fächern dar (Fig. 295, *3*), welche nur noch sehr schwach gefärbt sind; die Chromatophoren sind offenbar sehr stark reduziert.

Oogonien- wie Antheridienhaufen sind noch von der Cuticula-ähnlichen Membranschicht des Muttersprosses überzogen.

Padina Pavonia ist im Gegensatze zu Dictyota einhäusig. Die Oogonien bilden wieder, wie die Sporangien, konzentrische Doppelbänder auf der Unterseite der Sprosse neben den Haarleisten, die Antheridien dagegen treten in radiären Reihen auf den Fächersprossen auf, welche die Oogonialzonen markstrahlähnlich durchsetzen. Die Entstehung der zweierlei Organe stimmt im Prinzip mit derjenigen bei Dictyota überein. Die Oogonien bilden außer der Basalzelle noch eine zweite Stielzelle, Reinke nennt sie nicht unzweckmäßig Ersatzzelle, weil aus ihr nach Entleerung des alten ein neues Oogon hervorgehen kann.

Antheridien (welche Sauvageau erst neuerdings beschrieb) und Oogonien der Taonia Atomaria bilden Dictyota-ähnliche Sori auf beiden Seiten der Sprosse; solche aber schließen sich in ihrer Entstehung vielfach an die Haarleisten an, speziell weibliche Sori aber fand Reinke auch zerstreut auf der Laubfläche ohne Zusammenhang mit den Haarbildungen. Haliseris zeigt einzeln stehende Oogonien über die Thallusfläche zerstreut, daneben, nach Johnson, ziemlich tief eingesenkte Antheridialsori, besonders in der Nähe der Mittelrippe.

Bezüglich mehrerer der erwähnten Gattungen sei daran erinnert, daß die Fortpflanzungsorgane in ihrer Stellung denen von Encoelieen (S. 374) ähneln.

Die Ähnlichkeit der Aplanosporen unserer Familie mit den Tetrasporen der Florideen hat viele Autoren veranlaßt, zu glauben, daß auch eine Florideen-ähnliche Befruchtung bei den Dictyotaceen erwartet werden müsse. In dieser Meinung wurde man bestärkt durch die Tatsache, daß aus den Antheridien nur unbewegliche Zellen zum Vorschein kamen, wenigstens sahen Thuret, Reinke u. a. nur solche. Später indes hat Johnson stark betont, daß die Dictyotaceen doch eine Fucus-ähnliche Befruchtung aufweisen müßten, und er sah auch in einem Falle Bewegung in den vermeintlichen Spermatien von Dictyota, nachdem Crouan schon gleiches bei Dictyopteris wahrgenommen hatte. Williams hat dann zunächst konstatiert, daß Dictyota und Taonia tatsächlich aus den Antheridien bewegliche Spermatozoiden entlassen, welche mehr oder weniger gerundet und mit einer langen Geißel versehen sind (Fig. 295, *4*). Später hat er gefunden, daß zu gewissen Zeiten und unter gewissen Bedingungen die Spermatozoiden auf die Eier losstürzen und diese befruchten, nachdem sie zu diesem Zwecke — völlig membranlos — aus den Oogonien durch eine Öffnung ins Wasser entleert wurden.

Werden die Eier nicht befruchtet — und das ist nicht selten — so umgeben sie sich mit Membranen und keimen parthenogenetisch. Diese Keimlinge gingen allerdings später zugrunde, während solche aus befruchteten Eiern sich entwickelten, wie die jungen Pflänzchen aus den Aplanosporen.

Williams findet einen Zusammenhang der Entwickelung und Befruchtung mit der Beleuchtung und mit den bekanntlich in Abständen von

14 Tagen auftretenden „Spring- und Nipptiden". Da solche im Mittelmeer fehlen, werden erneute Untersuchungen hier die Dinge zu klären haben.

Da die Mitteilungen unseres Autors nur vorläufige sind, wird man Einzelheiten abwarten müssen; aber mögen seine Befunde auch in mancher Beziehung noch lückenhaft sein, so schaffen sie doch unzweifelhaft den Dictyotaceen einen sicheren Platz unter den Phaeophyceen.

Dann aber darf man wohl die Sporangien den gleichnamigen unilokulären Organen der Phaeosporeen gleichsetzen, und es hält nicht schwer, sich vorzustellen, daß an Stelle der Zoosporen Aplanosporen getreten sind, welche sich in der Zahl verminderten, an Umfang aber vergrößerten. Die Ähnlichkeit mit den Tetrasporen der Florideen wäre somit eine rein zufällige.

In der obigen Darstellung wurden nur die im Leben beobachteten Gattungen berücksichtigt, dagegen eine Anzahl von Formen zunächst beiseite gelassen, die man nur aus den Herbarien kennt. Agardh hat dieselben systematisch behandelt, entwickelungsgeschichtliche Daten fehlen aber naturgemäß ziemlich weitgehend, deshalb erwähne ich nur weniges und verweise u. a. auf Kjellman's Bearbeitung in den „Natürlichen Pflanzenfamilien", sowie auf Kützing's „Tabulae phycologicae". Spatoglossum und Stoechospermum scheinen sich an Taonia anzuschließen, sie wachsen bei dichotomer Verzweigung mit Scheitelkante. Bei Spatoglossum sind die Fortpflanzungsorgane über den Thallus zerstreut, bei Stoechospermum stehen lange Sori den Thallusrändern in zwei Reihen parallel. In den Soris scheinen neben den Oogonien usw. sterile Fäden vorzukommen.

Glossophora ähnelt Dictyota, die Fortpflanzungsorgane aber stehen auf zungenförmigen Papillen, welche sich über die Thallusfläche erheben.

Zonaria (s. auch Richards) bildet teils krustenförmige Gestalten (fast wie Aglaozonia), teils aufrechte Lappen mit Mittelrippe. Der aufrechte Sproß kann mehr oder weniger zerteilt sein und fällt dadurch auf, daß er massenhaft Rhizoiden bildet, welche abwärts wachsend die älteren Teile dicht einhüllen.

Lobospira endlich wächst mit Scheitelzelle, bildet aber Sympodien. Die unteren Achsen werden durch Dickenwachstum stielrund und die seitwärts gedrängten Spitzen rollen sich in den unteren Regionen rankenartig ein.

Literatur.

Agardh, J. G., Till Algernes Systematik. Nya Bidrag. II. Zonaria. Lund's Univers. Årsskrifter. 1872. **9.** V. Dictyoteae Ebenda. 1881/82. **17.**

—— Analecta algologica Cont. I. Act. univers. Lundens. 1892/93. **29.**

Bitter, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1899. **17.** p. 255.

Cohn, F., Über einige Algen von Helgoland. 1865. Rabenhorst's Beitr. Heft 2.

Hansen, Ad., Über Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. der zool. Station Neapel 1893. **11.** p. 255.

Johnson, Th., On the systematic position of the Dictyotaceae with special reference to the genus Dictyopteris Lamour. Journ. Linn. Soc. 1889. **27.** p. 463.

Kny, L., Üb. echte und falsche Dichotomie. Sitz. Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Bot. Ztg. 1872. **30.** p. 691.

Mottier, D. M., Nuclear and Cell Division of Dictyota dichotoma. Ann. of bot. 1900. **14.** p. 163–193.

Nägeli, C., Neuere Algensysteme. Zürich. 1847.

Reinke, J., Entwickelungsgeschichtl. Unters. üb. d. Dictyotaceen des Golfs von Neapel. Nova Acta Leopold. 1878. **50.**

—— Ein paar Bemerkungen üb. das Scheitelwachstum bei Dictyotaceen und Fucaceen. Bot. Ztg. 1877. **35.** — Rostafinski, Erwiderung. Bot. Ztg. 1877. **35.**

RICHARDS. H. M., Notes on Zonaria variegata Lam. Proc. Am. Acad. Arts a. Sc. Boston 1890. **25.** p. 83.
SAUVAGEAU, C., Sur les anthéridies du Taonia atomaria. Journ. de bot. 1897. **11.** p. 86.
THURET, G., Rech. sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des algues. Ann. des sc. nat. bot. 1855. 4 sér. **3.**
—— Etudes phycologiques 1878.
VINASSA DE REGNY, P. E., Le Dictiote mediterranee. Atti Soc. Tosc. Pisa. Proc. verb. 1892. **8.** p. 98.
WILLIAMS, J. LLOYD, Mobility of antherozoids of Dictyota and Taonia. Journ. of bot. 1897. p. 361.
—— Reproduction in Dictyota dichotoma. Annals of Bot. 1898. **12.** p. 560.

2. Fucaceae.

Die Fucaceen bilden meistens stattliche Formen mit festem Gewebe, welches eine assimilierende Rinde, einen Zentralkörper und zahlreiche Festigungshyphen erkennen läßt. Letztere durchwachsen besonders die unteren Regionen der Sprosse und bilden das Haftorgan, welches entweder scheibenförmig oder krallenartig gestaltet ist.

Das Hauptmerkmal der Fucaceen sind die Konzeptakeln (Scaphidien), d. h. flaschenförmige Vertiefungen der Oberfläche, welche nur mit enger Mündung auswärts endigen (Fig. 296). Sie erzeugen fast sitzende Oogonien und auf gleichen oder getrennten Individuen verzweigte Haarbüschel (Fig. 296) mit Antheridien.

In systematischer Richtung haben AGARDH, ARESCHOUG, HARVEY, HOOKER, KÜTZING, POSTELS und RUPRECHT, DE TONI und viele Floristen unsere Gruppe bearbeitet.

Das Wichtigste über Fortpflanzung und Entwickelungsgeschichte ist in den Arbeiten von THURET und OLTMANNS enthalten; ihnen reihen sich an VALIANTE, GRUBER, ROSTAFINSKI, FARMER und WILLIAMS, STRASBURGER und viele andere, die wir später nennen, ohne damit hier ihre Mitarbeit am Ganzen leugnen zu wollen.

Die Fucaceen bilden in fast allen Meeren wald- oder buschartige Bestände; neben den Laminarien stellen sie, besonders in nordischen Regionen, die Hauptmasse der Algen, welche der ganzen Vegetation das Gepräge aufdrückt. Die Fucaceen lieben die Oberfläche. Wo Ebbe und Flut wechseln, wo nur irgend festes Substrat einen Ankerplatz gewährt, erscheinen die charakteristischen Fucaceengürtel, welche bei Niedrigwasser frei liegen. In dieser Weise tritt Fucus selber in der Nordsee und an fast allen atlantischen Küsten auf; zu ihm gesellen sich vielfach Ascophyllum, Himanthalia, Pelvetia u. a. Letztere steigt gern über die höchste Wassermarke empor und lebt von Spritzwasser.

Schon im Norden zeigt Halidrys Neigung in etwas größerer Tiefe, vom Wechsel der Gezeiten wenig berührt, Einzelbüsche zu bilden. Sie teilt diese Eigenart mit ihren südlicheren Vettern Cystosira, Sargassum u. a. Tatsächlich kommt wohl kaum irgendwo in tropischen und subtropischen Meeren ein Fucaceengürtel zustande, immer sind es, wie im Mittelmeer, lockere Bestände einzelner stark buschiger Pflanzen, welche dem Beschauer entgegentreten.

Wie die fucaceenreichen australischen, neuseeländischen usw. Küsten sich in dieser Beziehung verhalten, übersehe ich nicht ganz; sicher ist nur,

daß dort eine relativ große Zahl verschiedener Gattungen in mannigfaltiger Ausgestaltung auftritt, so: Hormosira, Notheia, Scaberia, Cystophora, Marginaria, Scytothalia, Seirococcus usw.

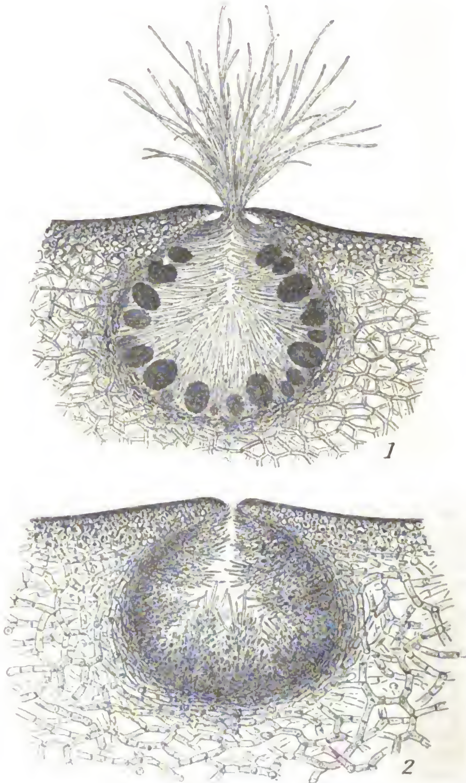


Fig. 296 n. THURET. *1* weibliche Konzeptakeln von *Fucus platycarpus*. 2 männliche Konzeptakeln von *Fucus vesiculosus*.

Die riesigen Durvillaeeen endlich mit ihrem Laminaria-ähnlichen Habitus kommen mit Vertretern dieser Familien an den Küsten Feuerlands,

Patagoniens gemengt vor, finden sich aber auch wieder in australischen Gewässern usw.

Alle Fucaceen bewohnen das Meer, in reinem Süßwasser finden sie sich nicht, wohl aber wandern sie in das Brackwasser ziemlich weit ein. Beherbergt doch die salzarme östliche Ostsee immer noch Fucus vesiculosus, allerdings nicht selten in sehr zarten Standortsformen.

Daß so große, schwimmfähige Algen durch Strömungen verschleppt werden, ist kein Wunder, so sehen wir z. B. Ascophyllum nodosum in die Ostsee vertrieben und dann in der seltsamen forma scorpioides auftreten, deren Vorkommen REINKE geschildert hat. Die abgerissenen Stücke liegen, ohne sich festzuheften, auf dem Boden stiller Buchten und vermehren sich rein vegetativ nur durch Zerbrechen und nachfolgendes Wachstum. Abgerissene und vom Strome fortgeführte Sprosse von Sargassum bevölkern das Sargassomeer, von welchem später noch die Rede sein soll. Hier sei nur bemerkt, daß auch an diesen Pflanzen ein völlig normales Wachstum nicht wahrgenommen wurde.

Gliederung der Familie.

Wollte man die Fucaceen nach den Sexualorganen in Unterabteilungen gliedern, so würde man wohl, ganz ähnlich wie bei den Ectocarpaceen, fehlgehen; man käme zweifellos zu eigenartigen Resultaten, wenn man z. B. alle Formen zusammenstellte, welche nur ein Ei im Oogonium entwickeln. Dagegen eignen sich in unserem Falle die Vegetationsorgane und deren Wachstumsweise sehr wohl zur Charakterisierung von Untergruppen. Das mag Bedenken erregen, es bleibt aber hier kaum etwas anderes übrig. Ich legte nun bei Charakterisierung der Gruppen einiges Gewicht auf die Form der Scheitelzelle; das hat MURRAY beanstandet. Deshalb möchte ich betonen, daß auch ich dies Merkmal nicht für ein absolut konstantes halte, allein hier bei den Fucaceen spiegelt sich, wie in so manchen anderen Fällen, die Art des Gesamtwachstums in der Scheitelzelle wieder. Beides (Scheitel und Gesamtaufbau) sind Korrelate, und insofern halte ich mich für berechtigt, immer wieder auf die Scheitelzellen zurückzugreifen.

Wir unterscheiden nun am besten folgende Gruppen:

a. **Durvillaeeae** mit Durvillaea, (inkl. Sarcophycus). Pflanzen von Laminarien-Habitus ohne lokalisierten Vegetationspunkt. Die Konzeptakeln sind über den ganzen breiten Teil des Sprosses zerstreut. Oogonien mit vier Eiern.

b. **Anomalae.** Hormosira, Notheia. Kleine, vielleicht reduzierte Formen. Hormosira mit rosenkranzförmig aneinander gereihten, blasig aufgetriebenen Gliedern, dichotom verzweigt. Notheia mit seitlicher Verzweigung und dünnen Sprossen. Hormosira hat vier, Notheia drei Scheitelzellen; erstere führt vier, letztere acht Eier im Oogon.

c. **Fuco-Ascophylleae** mit Fucus, Pelvetia, Xiphophora, Myriodesma, Ascophyllum, Axillaria, Seirococcus, Scytothalia, Phyllospora, Marginaria. Thallus abgeflacht, meist breit, immer in einer Ebene verzweigt und zwar die Hauptsprosse dichotom, bei manchen Gattungen die Nebensprosse seitlich. Alle älteren Sprosse mit einer eigenartigen vierseitigen Scheitelzelle. Im Oogon typisch acht Eier, jedoch ist diese Zahl bei vielen Gattungen reduziert. Konzeptakeln meistens an den Spitzen der Hauptsprosse oder in modifizierten Seitensprossen (Kurztrieben, Sexualsprossen).

d. **Loriformes.** Himanthalia. Lang riemenförmiger Thallus mit dreiseitiger Scheitelzelle, in einer Ebene dichotom verzweigt. Konzeptakeln

über die ganzen Riemen verteilt; frei davon ist nur die becherförmig erweiterte Basis. Ein Ei.

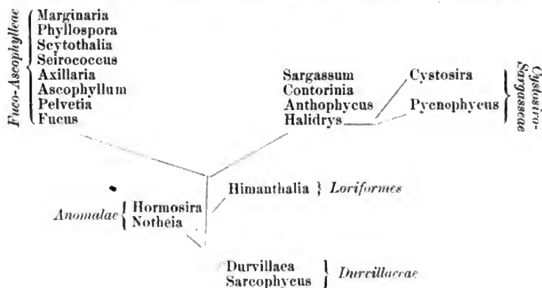
e. **Cystosiro-Sargasseae.** Die Vertreter dieser Gruppe wachsen ständig mit dreiseitiger Scheitelzelle. Verzweigung stets seitlich, Konzeptakeln in den Spitzen der Langtriebe oder auf besonderen Kurztrieben. Ein Ei im Oogon.

α) Bilaterale Formen: Halidrys, Bifurcaria, Carpoglossum, Platythalia, Platylobium.

β) Radiäre Gattungen: Landsburgia, Cystosira, Cystophyllum, Coccophora, Cystophora.

γ) Bilaterale und radiäre Formen, deren vielfach spezifisch entwickelte Fruchtsprosse an der Basis mindestens einen charakteristischen, assimilirenden Flachsproß bilden: Anthophycus, Carpoglossum, Contarinia, Pterocaulon, Sargassum, Turbinaria.

Eine Übersicht der Verwandtschaften mag nachfolgendes Schema geben:



Vegetationsorgane.

Wir behandeln zunächst die vegetativen, dann die Fortpflanzungsorgane; dabei müssen naturgemäß diejenigen Gruppen in den Vordergrund gestellt werden, welche am besten untersucht sind. Die phylogenetisch ältesten Formen sind das indes nicht.

Fuco-Ascophylleen.

Fucus. Die Oosporen des Fucus (Fig. 297) keimen sehr bald nach der Befruchtung. Zunächst sichtbar wird an dem kugeligen Körper eine papillenartige Vorstülpung als Anlage des ersten Rhizoids. Dieses besorgt alsbald die Festheftung und wird dabei unterstützt von den äußersten Membranschichten, welche stark verschleimen. Das ist auch später (Fig. 297, *1*) noch erkennbar.

Mit der Anlage des Rhizoids ist auch die Polarität der Pflanze gegeben, und ROSENVINGE zeigte für Pelvetia, Ascophyllum, Fucus, WINKLER für Cystosira, daß in erster Linie das Licht dieselbe induziert, indem die stärker beleuchtete Seite zum Sproßpol, die schwächer beleuchtete zum Wurzelpol wird. Bei manchen Formen (z. B. Fucus serratus) ist eine derartige Reaktion nicht sehr deutlich und FARMER und WILLIAMS sprechen

sogar von einer erblichen Polarität in gewissen Fällen; mir scheint indes eine solche nicht erwiesen zu sein.

Nach FARMER und WILLIAMS beginnt in den Keimlingen die Kernteilung gewöhnlich erst, nachdem die Wurzelpapille schon vorgewölbt war.

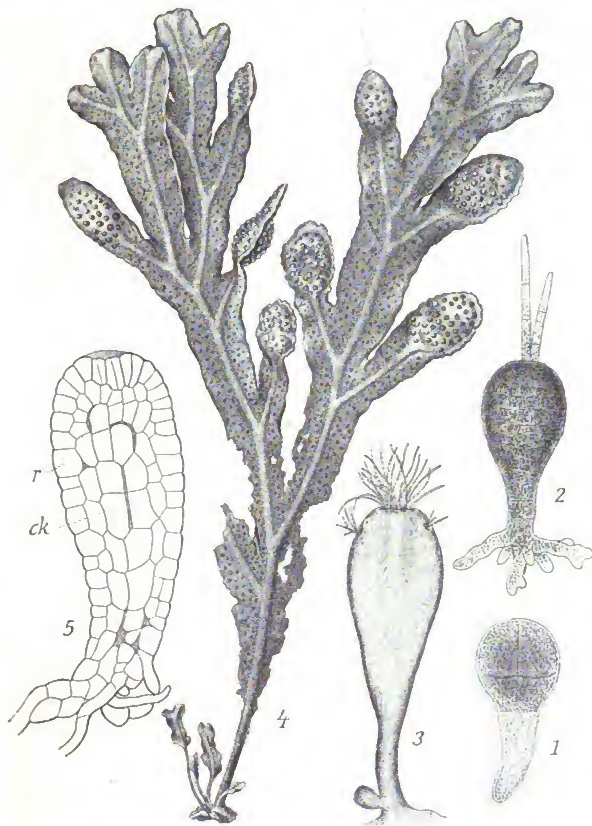


Fig. 297 n. THURET u. OLTMANNS. *1*, *2* junge Keimpflanzen von *Fucus vesiculosus*. *3* Keimling mit beginnender Rippenbildung von *Fucus vesiculosus*. *4* *Fucus platycarpus*. Habitusbild. *5* Keimling im Längsschnitt. *ck* Zentralkörper. *r* Rinde.

Die Spindel steht den einfallenden Strahlen parallel, weist demnach mit einem Pol gegen die Basis, mit dem anderen gegen die Spitze des Keimlings. Die nun senkrecht zur Spindel usw. auftretende Wand scheidet dann natürlich Sproß und Wurzel.

Dieser ersten folgen rasch weitere Teilungen, der Keimling zerfällt so in zahlreiche Zellen (Fig. 297, *2*, *3*), vermehrt seine Wurzelhaare und erlangt etwa Keulenform; außerdem erhält er auf seinem Scheitel eine Vertiefung, aus welcher lange Haare hervorwachsen (Fig. 297, *2*, *3*).

Bis zu diesem Punkt besitzt der junge Fucus völlig kreisrunden Querschnitt, er behält denselben an seiner Basis auch bei, an der Spitze aber macht sich späterhin eine Verbreiterung und eine Abflachung bemerkbar (Fig. 297, *3*); bald wird eine Mittelrippe sichtbar und kurz darauf beginnen auch schon, in Verbindung mit einer laubartigen Verbreiterung des Ganzen, die für unseren Tang so charakteristischen Dichotomien (Fig. 297, *4*). Diese führen endlich zur Ausbildung eines oft mehrere Fuß langen reich verzweigten Sproßsystems, das nun freilich seinen Gabelhabitus nicht immer beibehält; durch abwechselnde Verdrängung eines Gabelsprosses entstehen Sympodien mit fast gleichmäßig durchlaufender Mittelrippe (Fig. 297, 4).

Bei vielen Fucusarten entstehen seitlich von der Mittelrippe durch Trennung der mittleren Gewebeschichten Schwimmblasen.

Die Konzeptakeln bilden sich auf scharf umschriebenen Stellen (Fig. 297, *4*) an den Enden der seitwärts geschobenen Gabeläste. Diese sistieren damit, oft unter starker Aufschwellung, ihr Wachstum. An der Basis der Fucussprosse pflegt später das Gewebe beiderseits der Mittelrippe zugrunde zu gehen (Fig. 297, 4). Dort setzt dann ein sekundäres Dickenwachstum ein, außerdem brechen zahlreiche Hyphen, von denen später noch eingehender gehandelt werden soll, hervor und bilden unter Verschlingung miteinander nicht bloß eine Haftscheibe, sondern dienen auch als Festigungsmittel, welches die Pflanze gegen das Zerreißen in der Brandung sichert.

Pelvetia ist erheblich kleiner als Fucus, sie hat im wesentlichen seinen Wachstumsmodus, nur ist eine Mittelrippe nicht sichtbar, statt dessen erscheinen die einzelnen Bänder des Thallus rinnenartig gerollt.

In den jüngsten Keimpflanzen von Fucus ist, wie wir sahen, die erste Wand als Querwand fest bestimmt, die folgenden variieren, wie ich zeigte, mannigfach; das erörtern wir nicht, sondern betrachten gleich zwecks Orientierung über die Gewebebildung den Längsschnitt eines zylindrisch-keuligen Keimlings, wie ihn Fig. 297, *5* wiedergibt.

Wir unterscheiden auch hier wieder unschwer einen Zentralkörper und eine Rinde; wenn wir dann unsere Figur mit dem, was wir bei Laminaria erörterten, vergleichen, so ist kein Zweifel, daß die äußerste Rindenschicht wiederum durch Teilung in verschiedenen Richtungen das Gewebe des Zentralkörpers vermehrt.

Doch wir wenden unsere Aufmerksamkeit zuerst dem Scheitel zu.

Recht junge Pflänzchen lassen bereits eine schwache Einstülpung (Fig. 297, *5*) erkennen. Aus dieser geht später durch gesteigertes Wachstum peripherer Zellen eine ziemlich tiefe Grube hervor, welche, wie ich zeigte, an ihrem Grunde eine dreiseitige Scheitelzelle (Fig. 298, *1*) aufweist. Dieselbe unterscheidet sich auf dem Querschnitt in nichts von den Scheitelzellen der Moose und Farne, auf dem Längsschnitt aber gleicht sie annähernd einer bikonvexen Linse; die Segmente werden Schalen-artig von ihr abgegliedert. Nachdem ein Segment sich in einige Zellen zerlegt hat, stülpt sich die oberste von diesen vor und wächst zu einem Haar aus (*h* Fig. 298, *1*), das dann — mit basalem Vegetationspunkte begabt — weit

aus der Scheitelgrube hervorwächst. Die dreiseitige Scheitelzelle bleibt aber nicht erhalten, sie geht, wenn der jugendliche Sproß sich abflacht, in eine vierseitige über, welche für die Fucaceen charakteristisch ist.

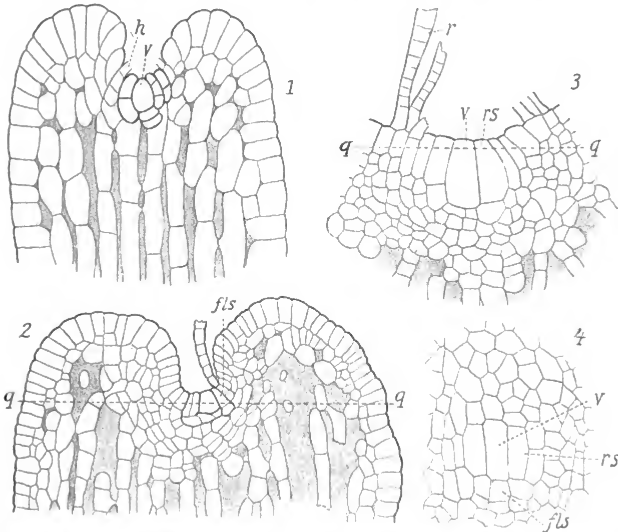


Fig. 298. *Fucus vesiculosus* n. OLTMANNS. *1* medianer Längsschnitt durch einen noch runden Keimling. *2* Längsschnitt senkrecht zur Fläche einer älteren Keimpflanze. *3* ders. parallel zur Fläche. *4* Querschnitt durch den Scheitel etwa bei *q* Fig. 298, *2*, *3*. *v* Scheitelzelle. *h* Haare. *rs* Randsegment. *fls* Flächensegment.

Hand in Hand damit wird die ursprünglich runde Scheitelgrube in einen Spalt übergeführt, welcher, der Thallusfläche parallel, in den Scheitel einschneidet. Er ist durch lippenartige Wülste ziemlich weit geschlossen, schützt also zweifellos die Scheitelzelle recht gut; er ist außerdem mit Schleim gefüllt.

Die Form der Scheitelzelle wird aus dem Schema (Fig. 299) wohl am leichtesten klar. Wir haben es mit einer vierseitigen, abgestumpften Pyramide zu tun,

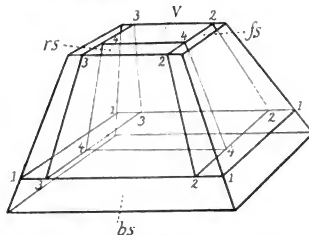


Fig. 299. Schema einer *Fucus*-Scheitelzelle. *v* Scheitelzelle. *bs* Basalsegment. *fs* Flächensegment. *rs* Randsegment.

welche durch Wand *1* zunächst ein Basalsegment nach innen (unten) abgliedert, dann folgen rechts und links die Wände *2* resp. *3*, welche zwei „Flächen"-segmente herstellen, und endlich liefert die Wand *4* ein „Rand"-segment, dem event. weitere durch Wände parallel zu *4* folgen können. Die Flächensegmente pflegen schmäler zu sein als die Randsegmente, deshalb ist die Scheitelzelle nach den beiden Hauptrichtungen hin nicht völlig gleich.

Aus den oben gewählten Bezeichnungen ist nun schon ersichtlich, wie die Scheitelzelle orientiert ist, das geht auch aus den Schnitten der Fig. 298 hervor, die nunmehr ohne weiteres verständlich sein dürften. Fig. 298, *2* ist unschwer erkennbar als Längsschnitt senkrecht zur Thallusfläche und zum Scheitelspalt, Fig. 298, *3* ist den beiden letzten parallel geführt und Fig. 298, *4* ist ein Querschnitt durch den Scheitel, *rs* ist ein Randsegment der Scheitelzelle *r*, *fls* ein Flächensegment derselben.

Die Figuren zeigen außerdem noch, daß Teile der Segmente auch hier wieder Haare bilden. Dies scheint aber nur noch bei jungen Pflanzen der Fall zu sein, bei älteren werden die Haare gewöhnlich am Scheitel vermißt.

Soll nun in einer Spitze Dichotomie eintreten, so funktioniert einfach das zuletzt abgeschiedene Randsegment als neue Scheitelzelle; *rs* in Fig. 298, *3*, *4* könnte sehr wohl eine solche darstellen. Indem diese beiden Scheitelzellen neue Segmente abgliedern, entsteht eine ganze Reihe von relativ großen, inhaltsreichen Zellen, unter welchen die Scheitelzellen nur mit Mühe erkannt werden können. Erst wenn die Randsegmente in kleinere Zellen zerlegt sind, werden die Scheitelzellen wieder deutlicher.

Die hier zuletzt erwähnten Tatsachen waren für ROSTAFINSKI die Veranlassung, für Fucus eine Mehrzahl von Initialen anzunehmen; indes konnte ich zeigen, daß tatsächlich nur eine Scheitelzelle gegeben ist. Zu demselben Resultat kam wohl ein wenig früher als ich WOODWORTH; ich kannte aber damals seine Arbeit nicht.

Für Pelvetia hatte schon vor ROSTAFINSKI KNY eine einzige, etwas variable Scheitelzelle gefunden, die auch ich wieder beobachtete. Ohne die Literatur zu berücksichtigen hat HOLTZ sie nochmals beschrieben.

An Fucus und Pelvetia reiht sich außer Xiphophora (s. BARTON) und *Ascophyllum.* Myriodesma (s. MURRAY) Ascophyllum. Wir haben es hier mit dichotom verzweigten Langtrieben zu tun, welche ihrerseits wieder, meist in büscheliger Anordnung, Kurztriebe in Randspalten tragen (Fig. 300, *1*, *2*), die schon MAGNUS beschrieb. Die Kurztriebe führen (in den oberen Regionen der älteren Pflanzen) an den aufgetriebenen Spitzen Konzeptakeln (Fig. 300, *3*); einzelne können zu Langtrieben auswachsen, und das ist die Regel bei denjenigen, welche zuerst an der Basis junger Pflanzen erzeugt werden (Fig. 300, *1*).

Die jüngsten bekannten Keimlinge des Ascophyllum gleichen denen von Fucus.

Die Hauptsprosse besitzen im Alter dieselben vierseitigen Scheitelzellen wie diese, und die dichotome Verzweigung spielt sich ebenfalls in derselben Weise wie dort ab. Wenn man aber die Scheitelgruben auf Schnitten parallel zur Thallusfläche genau mustert, so ergibt sich, daß in derselben vierseitige Scheitelzellen nicht bloß durch Dichotomie entstehen und dann voneinander fortrücken, sondern man kann auch feststellen, daß kleinere Teile der Segmente, welche von ihrer Scheitelzelle schon ziemlich weit entfernt liegen (bei *kt*, Fig. 300, *4*), sich zu neuen vierseitigen Scheitelzellen entwickeln. Der Vorgang erinnert u. a. an Equisetum, bei welchem ja auch ziemlich weit von der Hauptscheitelzelle entfernt neue Organe dieser Art aus den Segmentteilen herausgeschnitten werden. Die Entstehung der

letztgenannten Scheitelzellen von Ascophyllum ist natürlich eine seitliche, sie leitet auch die seitliche Verzweigung ein — freilich mit einigen Komplikationen. Schon in Fig. 300, *4* bei kt^I sieht man, daß die „kleinen“ Scheitelzellen — nennen wir sie sekundäre — in einer schwachen Vertiefung liegen. Wächst jetzt der Sproß weiter, so werden jene Vertiefungen

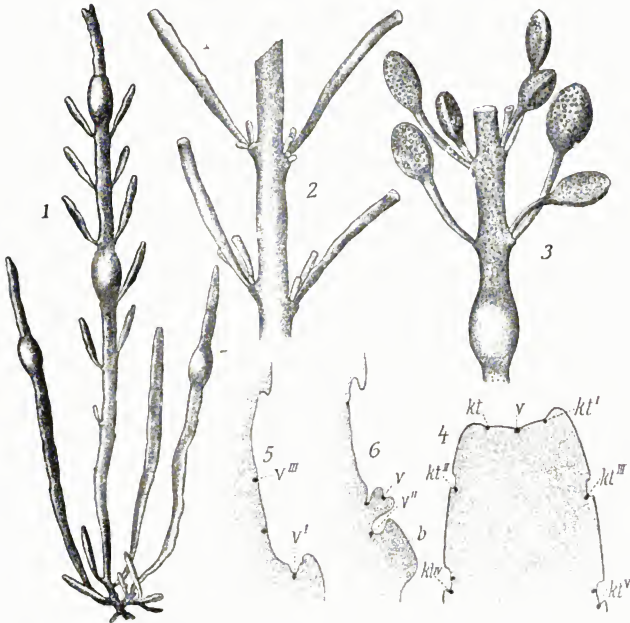


Fig. 300. *Ascophyllum nodosum* n. OLTMANNS. *1* junge Pflanze. *2* Stück eines Langtriebes mit büschelig gehäuften Kurztrieben. *3* dass. mit Fruchtsprossen. *4* Scheitel einer jungen Pflanze. *5*, *6* Randgruben resp. Spalten mit Scheitelzellen und daraus erwachsenden Kurztrieben. v, v^{I-III} Scheitelzellen. kt, kt^{I-V} Gruben für die Kurztriebe.

verstärkt und gleichzeitig wird das Grübchen, welches eine solche sekundäre Scheitelzelle auf seinem Grunde trägt, aus der Scheitelspalte heraus, außen auf die scharfe Kante des Sprosses geschoben (kt^{II} Fig. 300, *4*). Eine junge Pflanze oder der Oberteil eines wachsenden Sprosses trägt also außer der Scheitelspalte auf seinem Rand eine Anzahl sekundärer Gruben, welche nicht genau alternieren, aber auch nicht genau opponiert sind.

Die in den untersten Gruben eines Keimlings vorhandenen Scheitelzellen können, wie schon oben angedeutet, direkt zu einem Seitensproß auswachsen, in den oberen Regionen älterer Sprosse aber teilt sich die eine sekundäre Scheitelzelle in einer Randgrube mehrfach, und so liegen in dieser letzteren, die sich allmählich schlitzartig gestaltet, zwölf und mehr Scheitelzellen, von denen Fig. 300, *5* einen Teil andeutet. Zunächst wächst nur eine derselben zum Kurztrieb heran (Fig. 300, *6*), doch folgen bald mehrere und so entsteht ein Büschel verschieden alter Organe gleichen Namens (Fig. 300, *2*), welche endlich, wie schon erwähnt, meistens an der Spitze Konzeptakeln produzieren. Verlorene Kurztriebe können nach dem Gesagten leicht und weitgehend durch andere aus den Randspalten ersetzt werden. — Alle in diesen liegenden Scheitelzellen werden ohnehin niemals verwendet, ein ruhender Rest bleibt immer übrig, schon deswegen, weil die austreibenden Sprosse neue Scheitelzellen produzieren, welche an ihrer Basis liegen bleiben (v^{II} Fig. 300, *6*).

Auch an den unter abnormen Bedingungen lebenden Formen des Ascophyllum nodosum, wie A. scorpioides und A. Mackayi, sind noch die gleichen Strukturverhältnisse sichtbar, immerhin scheint mir bei der letzteren Form die Zweigbildung aus Gruben in den Vordergrund zu treten, während bei der letzteren die dichotome neben der anderen ihre Rechte fordert.

Wie ich und später Ed. GRUBER gezeigt haben, erschließen nun die bei Ascophyllum beobachteten Prozesse das Verständnis für eine nennenswerte Zahl anderer Formen: Seirococcus axillaris stellt wiederum flache Sprosse mit breiten *Seirococcus.* Seitenauszweigungen dar, welche wir Blätter nennen wollen (Fig. 301, *1*, *2*, *bl*). Kleine, aber recht zahlreiche Fruchtsprosse stehen sowohl an dem Innenrande der Blätter, als auch auf der Kante des Hauptsprosses (Fig. 301, *1*). An letzterer Stelle brechen auch häufig größere Sprosse (Fig. 301, *1*) hervor. Denken wir uns die basale Region (*b* Fig. 300, *6*) der Randspalten von Ascophyllum lang vorgezogen, so haben wir im wesentlichen das Bild des Seirococcus und damit die Verbindung zwischen beiden Gattungen.

Die Entwickelungsgeschichte beweist die Richtigkeit dieser Auffassung. Die Scheitelzelle, welche vierseitig ist, wie bei Fucus, liegt in einer Einbuchtung der Spitze (Fig. 301, *3*, bei *v*). Sie gliedert abwechselnd rechts und links randsichtige Segmente ab, welche rasch zu selbständigen Scheitelzellen werden und von der Mutterzelle fortrücken (v^{I} Fig. 301, *3*). Zwischen beiden entstehen hier wie überall normale Rindenzellen (*r*); diese aber bleiben noch weiter teilungsfähig, und wenn die sekundären Scheitelzellen (z. B. v^{III}) etwas von der Mutterzelle fortgerückt sind, entwickelt sich die Rinde zu einem Höcker (*bl* Fig. 301, *3*), welcher immer weiter heranwächst und endlich (Fig. 301, *2*) zu jenem Organe wird, das wir oben Blatt nannten. Ich denke, Fig. 301, *2* demonstriert die Sache hinreichend; sie zeigt auch, daß die Blätter genau abwechselnd auf beiden Kanten gebildet werden.

Wenn ich in diesem Falle das Wort Blatt anwende, so geschieht das, weil die fraglichen Organe niemals im Leben eine Scheitelzelle besitzen, das unterscheidet sie scharf von den Achsengebilden unserer Gattung. Aus dem gleichen Grunde darf man sie auch nicht mit den später zu besprechenden Flachsprossen der Sargasseen konfundieren.

Nach dem Gesagten versteht es sich von selbst, daß die seitlichen Scheitelzellen in derjenigen Region liegen, welche man nach dem Vorhergehenden Blattachsel taufen darf. Es hat aber nicht mit einer Scheitelzelle in der letzteren sein Bewenden, vielmehr teilt sich dieselbe wiederholt, es entsteht eine ganze Serie von solchen, und sie werden dann auch in Grübchen versenkt, bis sie meist zu fertilen Sprossen auswachsen.

Bei den mannigfachen Wachstumsprozessen, die sich in den Blattachseln abspielen, kann es nicht Wunder nehmen, daß die Scheitelzellen bald mehr auf die Basis des Blattes, bald mehr auf den Rand des Thallus hinaufrücken.

Eine Dichotomie, wie bei Ascophyllum, ist bei Seirococcus nicht beobachtet worden. Seitenzweige entstehen, wie aus Fig. 301, *1* ersichtlich, vom Rande der Hauptsprosse aus irgend einer der dort liegenden Scheitelzellen.

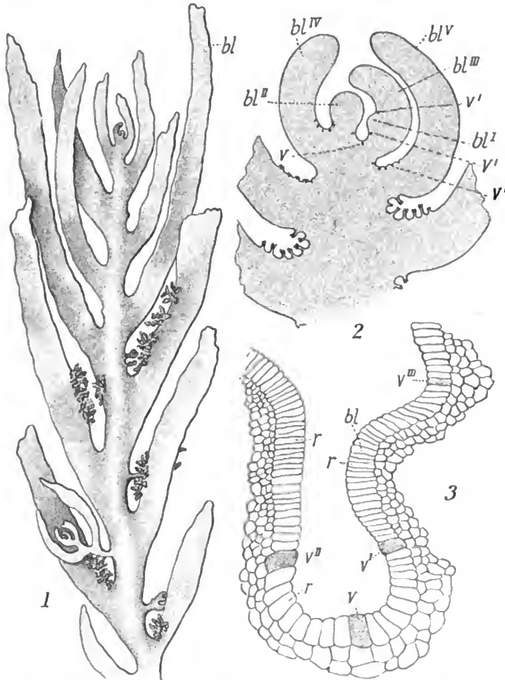


Fig. 301. *Seirococcus axillaris* n. Ed. Gruber. *1* oberes Ende eines Langtriebes. *2* Schema der Sproßspitze. *3* Längsschnitt durch die Scheitelgrube parallel zur Fläche. *v*, v^{I-III} Scheitelzellen. *bl* Blätter. *r* Rinde.

Auf Grund der hier reproduzierten Beobachtungen sind Formen wie Axillaria, Scytothalia, Marginaria, Phyllospora fast ohne Kommentar verständlich. Selbst *Phyllospora u. a.* bei der letzteren Form sind die Blätter von den randbürtigen Sexualsprossen sofort unterscheidbar, und ohne große Phantasie ist die in Fig. 302 gezeichnete

Sproßspitze mit dem Scheitel von Seirococcus (Fig. 301, *2*) in Einklang zu bringen. Die „Blattachseln“ sind hier eben lang gestreckt.

Ich darf noch darauf hinweisen, daß Phyllospora mit Egregia ungemeine habituelle Ähnlichkeit besitzt. Man brachte sie zeitweilig in eine Gattung.

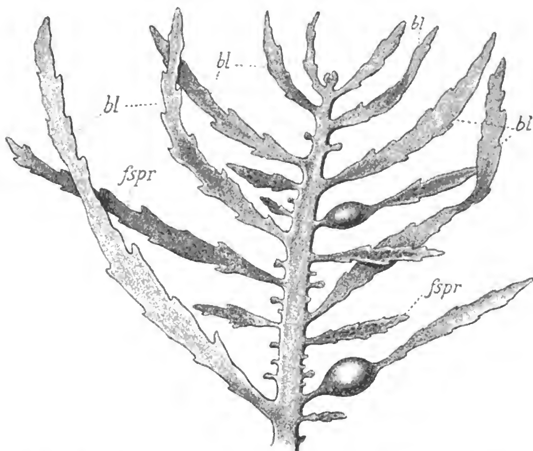


Fig. 302. *Phyllospora comosa* n. Ed. GRUBER. Spitze des Langtriebes. *bl* Blätter *fspr* Fruchtsprosse.

Cystosiro-Sargasseae.

Als einfachsten Typus dieser Gruppe darf man wohl Halidrys betrachten, obwohl auch hier nicht fest steht, ob er der ursprüngliche ist.

Halidrys. Halidrys siliquosa bildet große, meist in einer Ebene verzweigte Büsche. Die einzelnen Sprosse sind ein wenig flachgedrückt, die Seitenzweige stehen auf der Kante der Hauptsprosse unregelmäßig alternierend (Fig. 303, *1*). Einige derselben, welche indes im voraus kaum bestimmt sind, werden zu Langtrieben, andere stellen Kurztriebe oder gar nur Zähne ohne merkliche Funktion dar, wieder andere Seitensprosse tragen Konzeptakeln (Fig. 303, *1 fspr*), und endlich werden zahlreiche derselben zu den schotenförmigen Schwimmblasen (*lbl*), auf die wir unten zurückkommen. Dieselben sind quer-gekammert, doch tritt das an frischen Exemplaren, nach welchen auch Fig. 303 gezeichnet wurde, sehr wenig hervor.

Alle Verzweigungen der Halidrys gehen aus von einer dreiseitigen Scheitelzelle (Fig. 311), welche auf dem Grunde einer schleimerfüllten Grube resp. eines ziemlich tiefen Kanales liegt. Die Scheitelzelle bildet abwechselnd nach rechts und links neue gleichnamige Organe. Einzelheiten darüber sollen unten folgen.

Der Halidrys siliquosa gegenüber hat H. osmundacea relativ breite Sprosse mit Mittelrippen, und insofern leitet sie hinüber zu Carpoglossum, Plathythalia u. a.,

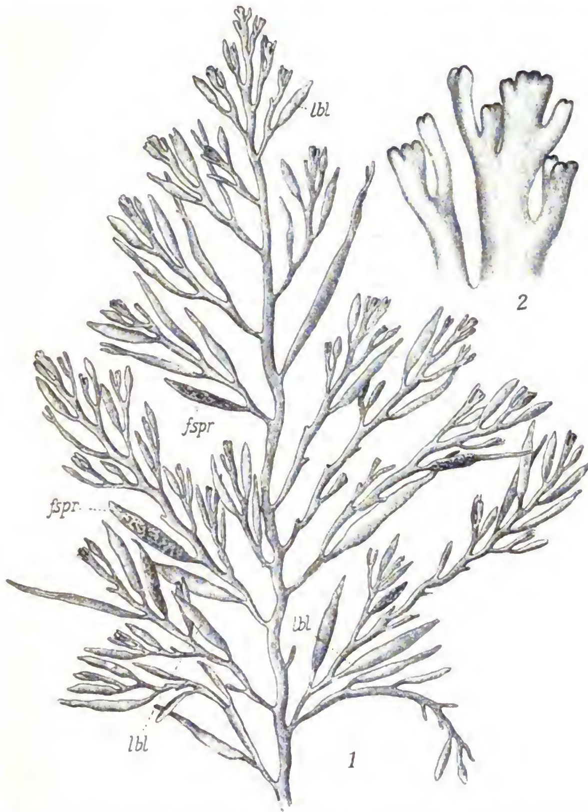


Fig. 303. *Halidrys siliquosa*. Orig. *1* Stück eines Sprosses in nat. Größe. *2* Spitze desselben; etwas vergrößert. *lbl* Schwimmblasen. *fspr* Fruchtsprosse.

die durch Vergleichung mit Halidrys sehr leicht verständlich werden, weswegen ich auf die Originalarbeiten verweise.

In ziemlich naher Beziehung zu Halidrys steht auch eine der wenigen rhizombildenden Fucaceen (auch Cystosira crinita scheint solche zu haben), nämlich *Bifurcaria.* Bifurcaria (Pycnophycus) tuberculata. Scheinbar gabelig verzweigte — der

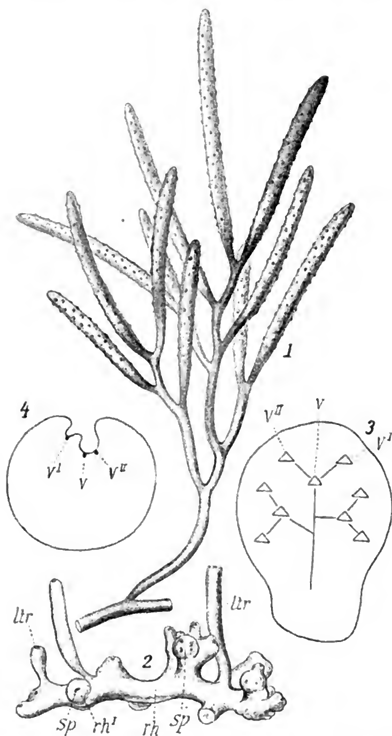


Fig. 304. *Pycnophycus tuberculatus* n. Thuret u. Ed. Gruber. *1* Stück eines aufrechten Sprosses. *2* Rhizom. *3* Schnitt durch das Ende eines Rhizoms (schematisiert). *4* Längsschnitt durch eine Scheitelgrube; die Scheitelzelle *v* hat sukzessive *v'* und *v''* gebildet. *v* Scheitelzellen. *sp* Scheitelspalten. *rh* Rhizom, *rh'* Rhizomäste. *ltr* Langtriebe.

Floridee Furcellaria nicht unähnliche — vertikale Sprosse (Fig. 304, *1*) erheben sich von einem knorrig-unregelmäßigen Wurzelstock (Fig. 304, *2*), welcher dem Substrat aufliegt und sich mit ihm durch Haftscheiben verbindet.

Die Wachstumsweise der Pycnophycus-Rhizome ist vielleicht am einfachsten verständlich, wenn wir uns denken, daß der in Fig. 303 gezeichnete Halidryssproß horizontal auf das Substrat gelegt sei. Ein großer Teil der wachsenden Spitzen würde unter mäßiger Aufwärtskrümmung kugelig oder unregelmäßig knorrig aufschwellen und rhizomartig weiter wachsen (*rh*[1] Fig. 304, *2*), ein kleinerer Teil aber würde sich scharf aufrichten und zu Langtrieben (*ltr* Fig. 304, *2*) werden. Daß der Vergleich mit Halidrys zulässig ist, lehrt eine Betrachtung der Scheitel.

Die knorrigen Rhizomspitzen enthalten tiefe Scheitelgruben (Fig. 304, *4*), und diese beherbergen Scheitelzellen genau von der Form, wie wir sie bei Halidrys kennen. Letztere vermehren sich auch nach der für Halidrys gegebenen Vorschrift, indem sie abwechselnd rechts und links ein Glied absondern (Fig. 304, *3*); das ließ sich auf Ed. Gruber'schen Schnitten unschwer erkennen. Äußerlich freilich tritt die Sache nicht so scharf hervor, weil die Scheitelgruben mitsamt den sie tragenden Sproßenden meist recht unregelmäßig wachsen.



Fig. 305. *Landsburgia quercifolia* n. Ed. Gruber. *1* Stück eines Sprosses. *2* Scheitel von der Seite. *3* ders. von oben. *fspr* Fruchtspross.

Nach dem, was wir oben sagten, braucht kaum noch wiederholt zu werden, daß von den in Fig. 304, *3* gezeichneten Scheitelzellen die meisten das Rhizom fortsetzen, einzelne, z. B. v^{II}, aber werden zu Langtrieben. Die Verzweigung der letzteren ist an sich eine seitliche, der Gabelhabitus ist sekundär.

Alle vertikalen Sproßenden tragen Konzeptakeln, und wenn ich richtig orientiert bin, sterben sie nach der „Fruchtreife" ab. Das Rhizom bildet dann neue aufrechte Äste.

Den bislang erwähnten bilateralen Formen stehen die radiären Cystosireen gegenüber; unter ihnen mag als einfachste Form zunächst Landsburgia quercifolia erwähnt sein (Fig. 305), welche eigentlich nur eine radiäre Halidrys darstellt. Die gestreckten Achsen produzieren in $^2/_5$-Stellung Seitensprosse, welche zum kleineren Teile Langtriebe werden; zum größeren Teile stellen sie vegetative Kurztriebe von Blattform dar. Vermutlich gegen das Ende der Vegetationsperiode werden, wie bei Halidrys, Sexualsprosse (*fspr* Fig. 305) gebildet, welche von den vegetativen Kurztrieben kaum abweichen, höchstens ein wenig kleiner sind.

Landsburgia.

Cystosira.

Einen von dieser Pflanze weit abweichenden Habitus gewinnt Cystosira (Fig. 306, *4*) dadurch, daß ihr Hauptstamm kurz bleibt und von den Nebenästen weit überragt wird. Im übrigen ist die Entstehung der Seitenzweige durchaus nicht so verschieden von der bei Landsburgia, wie man glauben möchte.

Nach Valiante, welcher die Cystosiren genau studierte, verlaufen die ersten Teilungen der Oospore in dieser Gattung im wesentlichen so wie bei Fucus, nur werden hier gleichzeitig zahlreiche primäre Rhizoiden gebildet. Auch hier resultiert ein blattförmig verbreiterter Sproß (Fig. 306, *1*). Derselbe verzweigt sich aber zunächst nicht an seiner Spitze, er bildet vielmehr auf einer flachen Seite „adventiv" einen neuen Vegetationspunkt (mit dreiseitiger Scheitelzelle), etwa an der Stelle, wo „Stiel" und „Spreite" in einander übergehen (*v* Fig. 306, *1*). Von dieser neu erstandenen Bildungsstätte gehen nun die weiteren Verzweigungen aus. Ein zweiter, flacher Sproß (*spr*^{II} Fig. 306, *2*) entwickelt sich dem ersten gegenüber, dann folgt, wie aus der Fig. 306, *2*. u. *3* ersichtlich, ein dritter, vierter usw. Aber nur die beiden ersten Sprosse stehen opponiert, die folgenden divergieren um einen Winkel von 144°, d. h. es bildet sich eine normale $^2/_5$-Stellung heraus, wie das leicht aus Fig. 306, *5* zu ersehen ist, und in diese wird auch auf Grund von nachträglichen Verschiebungen der erste und zweite Sproß einbezogen. Der Hauptsproß, welcher in der geschilderten Weise alle Seitenzweige erzeugt, bleibt bei vielen Arten (C. abrotanifolia u. a.) so kurz, daß man ihn kaum erkennt, bei einigen wird er länger und mag bei C. crinita eine Länge von 20—30 cm aufweisen, überall aber bleibt er kürzer als die Seitenäste, welche ihn immer weit überragen (Fig. 306, *3*, *4*).

Die Seitenäste, speziell die ersten, sind bei Cyst. abrotanifolia, discors, Erica marina usw. flach (Fig. 306, *3*), sie verzweigen sich auch wie Halidrys in einer Ebene, häufig erst spät gehen sie in mehr oder weniger gerundete Äste mit radiärer Verzweigung — meist nach zwei Fünftel — über. Andere Spezies, wie Cyst. barbata, crinita u. a. zeigen die flachen Seitenäste nicht oder nur in geringem Maße. Bei allen Arten aber pflegt die Verzweigung der Seitensprosse eine sehr ausgiebige zu sein, und vielfach endigen die letzten Äste als dornartige Kurztriebe. Daraus resultieren dann die Erica- und Lycopodium-ähnlichen Arten.

Die Hauptstämme wachsen oft erheblich in die Dicke, und dies Dickenwachstum kann sich bei Cyst. Erica marina, Montagnei, opuntioides usw. auf die Basis der primären Seitenäste fortsetzen, derart, daß hier dicke birn- oder spindelartige Körper entstehen, von welchen sich dann der dünnere Oberteil der Äste scharf abhebt. Diese fast knollenartigen Gebilde sind, ebenso wie die sie tragenden Stämme, nicht selten mit stachelartigen Organen besetzt, welche einfach Rindenwucherungen darstellen. Selbst wenn solche Stacheln in den oberen Regionen der reich verzweigten Seitenäste vorkommen, so dürfen sie doch nicht mit den oben erwähnten Dornen verwechselt werden.

Luftblasen sind bei Cystosira häufig genug, sie stellen Auftreibungen der Äste (meist höherer Ordnung) dar, welche oft in Reihen vor einander liegen (Fig. 306, 7). Luftblasen an dickeren Ästen sind selten.

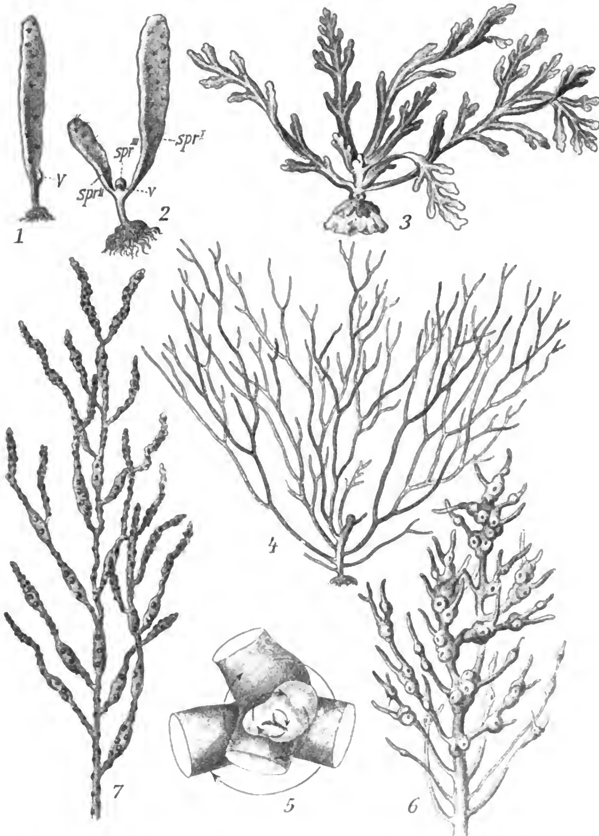


Fig. 306. *Cystosiren* n. VALIANTE. *1* u. *2* Keimpflanzen von *Cyst.* spec. *3* junge Pflanze von *Cyst. abrotanifolia.* *4* desgl. von *Cyst. barbata.* *5* Stammscheitel von *Cyst. abrotanifolia.* *6* Fruchtsproß v. *Cyst. crinita.* *7* ders. v. *Cyst. Hoppei.* *v* Vegetationspunkt. *spr* Sprosse verschied. Alters.

Die Konzeptakeln bedecken meistens die letzten Auszweigungen, welche dadurch mehr oder weniger modifiziert werden. An derberen Zweigen erscheinen sie einfach eingesenkt (Fig. 306, *7*), an dünneren, zumal an dornartig gestalteten Ästchen anderer Formen treten sie als Verdickungen hervor, wie aus Fig. 306, *6* ersichtlich.

Arten wie Cystosira abrotanifolia sind einjährig, die Mehrzahl aber der Cystosiren perenniert. Bei letzteren brechen nach vollendeter Fruktifikation die Seitensprosse vom Hauptsproß ab. Es bleiben Narben wie nach dem Blattfall höherer Pflanzen zurück; diese aber werden durch Wundcallus verschlossen, und später können an der nämlichen Stelle Adventiväste hervorbrechen, wie das an anderer Stelle noch weiter geschildert werden soll. Im übrigen sind auch an der Basis einjähriger Arten und relativ junger Pflanzen Adventivsprosse keineswegs ausgeschlossen.

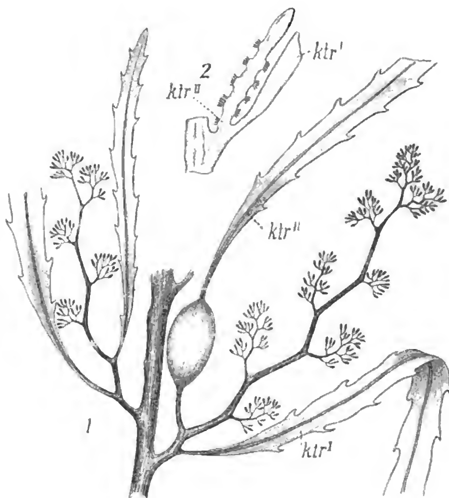


Fig. 307. *1 Anthophycus longifolius* n. Kützing. *2 Contarinia australis* n. Oltmanns. *ktr* Kurztriebe.

Cystophora u. a. In die Verwandtschaft von Halidrys und Cystosira gehören auch die Gattungen Cystophora und Cystophyllum, die vielfach noch in zahlreiche Gattungen zerlegt werden. Selbst systematisch scheinen mir diese, teils den australischen, teils den indischen usw. Meeren angehörigen Formen noch nicht genügend durchgearbeitet zu sein, und entwickelungsgeschichtlich fließen die Angaben so spärlich, daß ich hier auf eine Behandlung unter Hinweis auf die Werke von Harvey, Hooker, Kützing verzichte. Nur mag hervorgehoben sein, daß unter diesen

Gattungen nicht selten Arten vorkommen, welche — wie auch Cystosira opuntioides — an Stelle der Haftscheibe Krallen tragen, nach Art der Laminarien.



Fig. 308. *Sargassum linifolium.* Orig.

Von einigem Interesse sind auch die Cystophora-Arten, wie Cyst. Brownii u. a., bei welchen der Grund der Seitensprosse sich durch einen eigenartigen Wachstums-

prozeß basalwärts kehrt. Später fallen die Äste selber ab, die Basen derselben aber bleiben als sägeartig rückwärts gerichtete Zähne übrig.

Zu den Cystosireen wird man auch wohl Coccophora (s. LORRAIN SMITH) und Scaberia stellen müssen. Erstere führt an ihren Langtrieben zahlreiche Coniferenblatt-ähnliche Kurztriebe in allseitiger Anordnung und produziert am Ende der letzteren stark aufgeblasene Fruchtsprosse. Bei Scaberia sind die Hauptsprosse mit schuppenförmigen Kurztrieben besetzt, welche zahlreiche papillen- bis stachelförmige Fortsätze tragen. Die Fruchtsprosse sind ebenfalls blasig aufgetrieben.



Fig. 309. Orig. *1* junge Pflanze von *Sargassum*. *2* Langtriebende von demselben. *hspr* Hauptsproß. *ktr* Kurztrieb. *ltr* Langtrieb. *bsp* Basalsproß. *fspr* Fruchtsproß. *lbl* Luftblase.

Anthophycus. Der südafrikanische Anthophycus longifolius bildet ein leicht übersehbares Anfangsglied einer eigenartigen (auf S. 492 unter γ erwähnten) Reihe. Die Jugendstadien sind leider nicht genügend bekannt; die erwachsenen Langtriebe tragen an ihrer Basis einige gleichnamige Organe in wechselnder Stellung, im übrigen aber bemerkt man in den unteren Regionen zweizeilig alternierende Kurztriebe von Blattform — wir wollen sie Phyllocladien, Flachsprosse, nennen. In den oberen Regionen der Langtriebe stehen dann, ebenfalls alternierend, die Fruchtsprosse (Fig. 307, *1*). Diese stellen zweizeilige, verzweigte Kurztriebe dar, welche an ihrer Basis zwei Phyllocladien tragen, während weiter oben alles zu Konzeptakeln führenden runden Zweiglein umgewandelt wurde. Regel ist, daß das zweite Phyllocladium (*ktr''* Fig. 307, *1*) an seiner Basis zu einer Schwimmblase aufschwillt, und nicht selten geht später der über letzterer stehende flache Teil völlig verloren.

Contarinia. Durch Anthophycus dürfte auch Contarinia leicht verständlich werden (Fig. 307, *2*). Hier bildet der Sexualsproß nur ein Phyllocladium an seiner

Basis (*ktr*[1] Fig. 307, *2*), alle übrigen Seitensprosse desselben tragen Konzeptakeln. In diesem Falle resultiert dann eine pseudo-axilläre Verzweigung, die in gewissem Sinn an Halopteris und andere Sphacelarien erinnert. Wie sie zustande kommt, soll weiter unten gezeigt werden. Zur leichteren Verständigung mag das einzige Phyllocladium an der Basis von Seitensprossen als Basalsproß bezeichnet sein.

Das bekannte Sargassum (Fig. 308), zu dessen Besprechung wir jetzt übergehen, verhält sich zu Anthophycus ungefähr wie Cystosira zu Halidrys. Die großen Büsche haben, wie bei der eben erwähnten Gattung, nur eine relativ kurze Hauptachse, dafür um so längere Seitensprosse erster Ordnung. Das ist mehrfach hervorgehoben, und wenn auch nicht alle Jugendstufen von Sargassum bekannt sind, so genügen doch solche, wie sie in Fig. 309, *1* abgebildet sind, um das Wichtigste zu zeigen. *Sargassum.*

Der primäre Sproß (*hspr*) erzeugt zunächst bei Sarg. Hornschuchii und vielen anderen eingeschnittene, breite Phyllocladien (*ktr*), welchen erst später (wie die ersten in $^2/_5$-Stellung) Langtriebe (*ltr*) in nicht übergroßer Zahl folgen. Da solche aber wieder zahlreiche verlängerte Seitensprosse erzeugen, kommen doch die erwähnten dichten Büsche zustande.

Die Langtriebe sind meistens radiär gebaut, seltener bilateral; im einzelnen kommen bei der großen Zahl der Arten natürlich mannigfache Formen und Ausgestaltungen zum Vorschein. Stachelartige Fortsätze usw. auf der Oberfläche der Sprosse sind, wie bei Cystosira, nicht selten (vgl. Fig. 309, *1*).

Die Langtriebe produzieren an ihrer Basis wiederum allein Phyllocladien (Fig. 309, *1*), welche, wie am Hauptsproß, eine Fläche nach oben kehren; nach aufwärts aber stellen sich neben einigen Langtrieben Fruchtsprosse ein. Dieselben sind, wie bei Contarinia usw., pseudoaxillär (Fig. 309, *2*), indes nicht bilateral, sondern allseitig verzweigt. Der Basalsproß fällt auf durch seine vertikale Stellung; oft steil aufgerichtet kehrt er seine stärker gebogene Kante nach auswärts.

Das auf ihn folgende Seitenorgan ist nicht mehr wie bei Anthophycus als breiter Sproß entwickelt, es ist vielmehr ausschließlich zur Schwimmblase geworden (*lbl'* Fig. 309, *2*). Dasselbe trifft auch häufig für das nächstobere Seitensprößchen zu (*lbl''*). Ihnen folgen die eigentlichen Konzeptakeln bildenden Organe.

Die skizzierte Form der Flachsprosse ist zwar bei vielen Sargassumarten trotz kleiner Abweichungen in Umriß, Berippung, Bezahnung usw. gegeben, es kommen aber auch Arten mit stark verzweigten und zerschlitzten Phyllocladien vor. Bezüglich dieser wie anderer Formen verweise ich auf Kützing, Harvey, Hooker, Agardh, Askenasy u. a., sowie, für Liebhaber, auf Otto Kuntze.

Jenem Extrem stellt sich ein anderes in der Gattung Turbinaria (Fig. 310) gegenüber; bei ihr fungieren als Basalsprosse kreiselförmig gerundete, hohle Körper, die gleichzeitig als Assimilatoren und als Schwimmer dienen. Barton beschreibt die verschiedenen Formen und den Aufbau. *Turbinaria.*



Fig. 310. *Turbinaria spec.* Orig. *bspr* Basalsproß. *fspr* Fruchtsproß.

Die allbekannte Tatsache, daß die höchsten Glieder der Fucaceenreihe eine Gliederung besitzen, welche an diejenige höherer Pflanzen weitgehend erinnert, wurde im Obigen von neuem illustriert; es wiederholt sich, wie nochmals betont sei, das, was wir auch von Sphacelariaceen berichteten. Die Neigung, alles was flach ist und assimiliert, als Blatt zu bezeichnen, hat sich hier natürlich besonders bemerkbar gemacht, allein unter Hinweis auf das, was ich auf S. 422 sagte, sehe ich meinerseits noch immer von solchen Namen ab, trotz der Beanstandung, welche mein Vorgehen von manchen Seiten erfahren hat.

Daß in allen diesen Gebilden metamorphe Sprosse vorliegen, zeigt aber nicht bloß die vergleichende Betrachtung, welche wir soeben durchführten, sondern auch die Entwickelungsgeschichte. Deshalb greifen wir noch einmal auf das Scheitelwachstum der Cystosiro-Sargasseen zurück.

Scheitelwachstum.

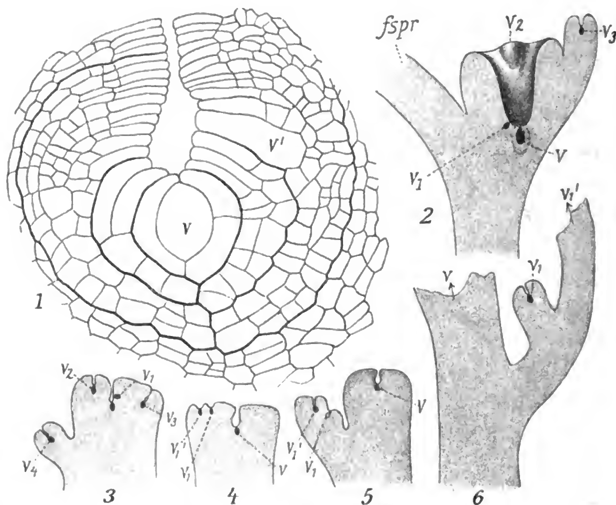


Fig. 311 n. Oltmanns u. Valiante. *1* Längsschnitt durch Scheitelzelle und Scheitelgrube von *Halidrys*. *2* Längsschnitt durch den Scheitel einer jungen *Cystosira*-Pflanze. *3* dass. von *Halidrys*. *4–6* Entwickelung der Seitensprosse von *Sargassum*. *v* Hauptscheitelzelle. v_1, v_2 usw. sekundäre usw. Scheitelzellen resp. Sprosse. *fspr* Flachsproß.

Erwähnt wurde schon mehrfach, daß überall die wachsenden Spitzen auf dem Scheitel eine Grube führen, welche mit einem ziemlich langen und oft engen Kanal nach außen mündet. Auf dem Grunde dieser Grube liegt eine dreiseitige Scheitelzelle, deren Form wir bei Besprechung der Fucuskeimlinge schon flüchtig skizzierten. Fig. 311, *1* gibt einen Längsschnitt

durch dieselbe. Man ersieht daraus, daß die fragliche Zelle nur an ihrer Spitze mit sehr kleiner Fläche an die Scheitelgrube stößt, im übrigen wird sie durch die uhrglas- resp. schalenförmigen Segmente ganz eingehüllt. Diese selbst werden (Fig. 311, *1*) zunächst durch eine Querwand in eine äußere und eine innere Hälfte zerlegt, dann folgt in dem äußeren Teile meistens eine Längs-, in dem inneren Teil eine Querwand, doch ist das durchaus nicht konstant, und deshalb erscheint es unnötig, alle Zellteilungsfolgen hier zu erörtern. Auch über den Querschnitt der Scheitelzelle ist nur zu berichten, daß seine völlige Übereinstimmung mit demjenigen gleichnamiger Organe bei Moosen und Farnen eine weitere Erörterung überflüssig macht. Meine Befunde an Halidrys stimmen bezüglich der Scheitelzelle mit den älteren VALIANTE's, die sich auf Cystosira beziehen, völlig überein.

Die erste Anlage einer neuen Scheitelzelle zwecks Verzweigung eines Sprosses wurde nur bei Halidrys beobachtet. Ebenso wie bei Archegoniaten werden einzelne Teile bestimmter Segmente nicht weiter durch Zellwände zerlegt, sie bleiben größer (Fig. 311, v') als die zu normalen Rindenzellen aufgeteilten Komplexe, erst später wird durch schräge Wände eine neue Scheitelzelle herausgeschnitten.

Die jungen Scheitelzellen von Halidrys rücken nun zunächst infolge mannigfacher Zellteilungen in der Scheitelgrube langsam an deren Wand empor (Fig. 311, *3* v'), gelangen aus dem Kanal derselben heraus (Figur 311, *3* v_2) und werden dabei ihrerseits in eine Grube versenkt. Schieben sie sich noch weiter nach auswärts, so macht sich schon ein Höcker um sie bemerkbar (v_3), und schließlich hebt sich (v_4) der junge Sproß vollends von der Mutterachse ab. Das Alternieren der jungen Äste ist in Fig. 311, *3* sehr deutlich. Kaum betont zu werden braucht, daß die ursprünglich gleichen Anlagen der Seitenzweige sich erst später in Lang- und Kurztriebe differenzieren (vgl. Fig. 303).

Daß sich Cystosira ähnlich verhalte, ergibt sich aus Fig. 311, *2*. Hier stellt v die Scheitelzelle des Hauptsprosses dar, welche sich nach VALIANTE an der Basis des ersten Flachsprosses (*fspr*) entwickelte (vgl. Fig. 306). v_1, v_2, v_3 sind Scheitelzellen resp. junge Äste in verschiedener Entwickelung und verschiedenen Stufen der Wanderung aus der Scheitelgrube heraus. v_2 ist gerade auf dem Rande der letzteren angelangt und zeigt zudem, daß hier nicht die zweizeilige Sproßstellung wie bei Halidrys vorliegt, sondern eine allseitige.

Sargassum schließt sich hier leicht an. Wenn die Scheitelzelle eines jungen Astes auf den Rand der Scheitelgrube gewandert ist, gibt sie sehr bald einer neuen Scheitelzelle den Ursprung, wie aus Fig. 311, *4* ersichtlich; und zwar ist v_1' die Tochterzelle von v_1. Weitere Entwickelungsstufen zeigen dann (Fig. 311, *5*, *6*), daß v_1' rascher wächst und zu jenem Phyllocladium wird, das als Basalsproß so scharf bei den Sargassen hervortritt, während v_1 zunächst im Wachstum zurückbleibt, um später Schwimmblasen zu bilden und dann Fruchtsprößchen zu treiben, welche, wie schon erwähnt, nach $^2/_5$ orientiert sind.

Damit dürfte unsere Auffassung auch entwickelungsgeschichtlich bebestätigt sein.

Loriformes.

Die jüngsten Keimlinge der Himanthalia lorea dürften von denen eines Fucus nicht abweichen, aber später erhalten sie Kreiselform (Fig. 312, *1*), und weiterhin bilden sich die Kreisel in flache Schüsseln (Fig. 312, *2*) von mehreren Zentimetern Durchmesser um (schon GREVILLE hat sie beschrieben), welche nach unten in einen ganz kurzen Stiel und weiter in eine sehr starke Haftscheibe übergehen. Erst wenn diese beiden Organe ausgewachsen sind, sprossen aus der Mitte der Schüsseln (Fig. 312, *3*) oft 1—2 m lange und 1—2 cm breite Riemen hervor, welche sich wiederholt dichotom verzweigen. Die ganzen Riemen sind mit Konzeptakeln übersät; vegetative Organe sind also eigentlich nur die Schüsseln. Schon die junge Pflanze hat nach ROSTAFINSKI's Untersuchungen eine dreiseitige Scheitelzelle nach dem Muster der Cystosiren, und die alten Pflanzen behalten dieselben auch durch alle Dichotomien bei. Dieser Umstand scheint mir ein Hindernis, die Pflanze direkt in die Fuco-Ascophylleenreihe zu bringen, obwohl sie mir dieser noch am nächsten zu stehen scheint.

Den Schüsseln kommt nur eine biologische Bedeutung zu, die wir später schildern.

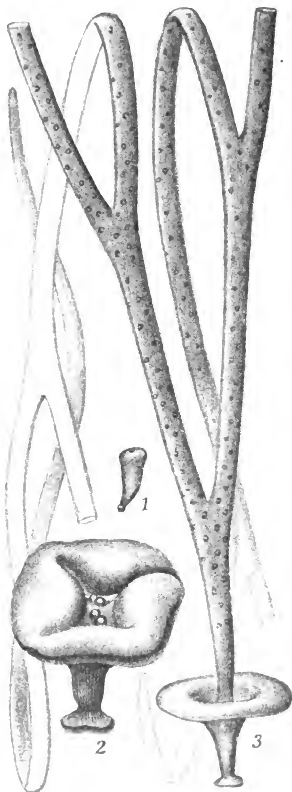


Fig. 312. *Himanthalia lorea.* *1*, *2* junge Pflanzen n. OLTMANNS. *3* erwachsene Pflanze n. HAUCK (schematisiert).

Anomalae.

So mögen die beiden seltsamen Gattungen Hormosira und Notheia zunächst zusammengefaßt sein, selbst auf die Gefahr hin, daß sie nicht zusammengehören. Hormosira stellt ziemlich kleine, dichotom verzweigte Sprosse von Rosenkranz-artigem Aussehen dar (Fig. 313, *1*). Diese Form kommt dadurch zustande, daß kurze, dünne, zylindrische Glieder mit blasig aufgetriebenen regelmäßig abwechseln. Die Blasen tragen die Konzeptakeln. Die Dichotomie erfolgt, wie aus Fig. 313, *1* ersichtlich, in zwei auf einander senkrechten Ebenen. Die Scheitelgrube stellt hier nach Ed. GRUBER (eine Arbeit von MOLLET über die Gattung konnte ich

nicht erhalten) nur eine flache Schüssel dar. Auf ihrem Grunde weist der Querschnitt vier Scheitelzellen nach, deren innere Wände miteinander annähernd einen rechten Winkel bilden, während die äußeren gerundet sind (Fig. 313, *3*). Segmente werden naturgemäß nur parallel den Außenwänden abgegliedert. Der Längsschnitt zeigt zwei Scheitelzellen nebeneinander; die Teilungsfolge dürfte aus Fig. 313, *2* ohne weiteres klar sein.

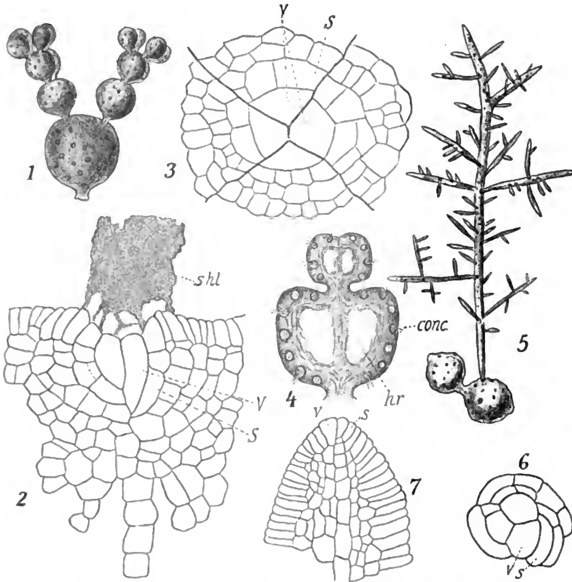


Fig. 313 n. Ed. Gruber. *1* Sproß von *Hormosira*. *2* Längsschnitt des Scheitels von derselben. *shl* Schleim. *3* Querschnitt dess. *4* Längsschnitt durch zwei Sproßglieder. *conc* Konzeptakeln. *hr* luftführender Hohlraum. *5* Sproß von *Notheia* auf *Hormosira* wachsend. *6* Quer-, *7* Längsschnitt des Scheitels von derselben. *v* Scheitelzellen, *s* deren Segmente.

Wie die Dichotomie zustande kommt, ist nicht in allen Einzelheiten ermittelt, immerhin kann man sich aus Gruber's Angaben, auf welche ich verweise, einigermaßen ein Bild von den Vorgängen machen.

Notheia anomala (Fig. 313, *5*), ein kleines, fadenförmiges Pflänzchen, parasitiert (?) auf anderen Fucaceen und setzt sich mit besonderer Vorliebe in deren Konzeptakeln und Haargruben fest. Man kann an den erwachsenen Pflanzen einige Dichotomien (Fig. 313, *5*) und zahlreiche seitliche Verzweigungen erkennen. Konzeptakeln erscheinen über die ganzen Sprosse zerstreut. Diese haben keine Scheitelgrube, die Scheitelzellen, hier drei an Zahl, liegen (nach Gruber)

frei in dem kegelförmigen Vegetationspunkte (Fig. 313, *6*). Ihre Segmentierung und Stellung erinnert stark an Hormosira, sodaß ein Hinweis auf die Figuren genügen mag. Das Interessanteste sind die Verzweigungen. Die oben erwähnten Dichotomien sind nicht völlig geklärt; dagegen zeigte zuerst O. MITCHELL — und GRUBER erweiterte deren Angaben —, daß die seitlichen Sprosse aus den Konzeptakeln hervorgehen. Letztere entstehen wie diejenigen von Cystosira u. a. (s. unten), beginnen also mit einem Haar, welches gleichsam versenkt wird. Später füllen den Grund der Konzeptakeln zahlreiche Haare aus, welche natürlich ihren Vegetationspunkt an der Basis haben. Eine Anzahl derselben wird abgeworfen, von ihnen bleiben nur die Basalzellen an der Wandung des Konzeptakulums übrig, und diese sind schon zeitig mit dichtem Inhalt erfüllt. Eine oder wenige dieser inhaltsreichen Zellen, welche annähernd in der Mitte des Konzeptakulums liegen, teilen sich weiter, bilden drei Scheitelzellen, und letztere wachsen zu Sprossen heran, welche dann aus der Öffnung des Konzeptakulums hervortreten. Wenn auch mehrere Sprosse angelegt werden, pflegt doch zunächst nur einer sich voll zu entwickeln.

Viele andere Basalzellen abgefallener Haare scheinen zu Oogonien mit acht Eiern zu werden.

Da Antheridien bislang nicht sicher nachgewiesen sind, bleibt die Zugehörigkeit der Notheia zu den Fucaceen ungewiß, und es darf kaum unterlassen werden, darauf hinzuweisen, daß die seltsame Pflanze mancherlei Anklänge an verschiedene Algen zeigt. Zwar erinnern die Konzeptakeln an Fucaceen, und auch die Entstehung der Sprosse in Gruben könnte auf Ascophyllum usw. hinweisen, allein auf der anderen Seite sind an den drei Scheitelzellen event. Ähnlichkeiten mit den Stilophora-Halorrhiza-Chordaria-Arten gegeben; auch an Hydroclathrus, Splachnidium usw. könnte man denken. Doch das hilft kaum etwas, weitere Untersuchungen müssen Klarheit schaffen; heute ist außerdem nicht zu erkennen, ob Notheia eine rudimentäre oder eine auf Grund des Parasitismus reduzierte Form ist.

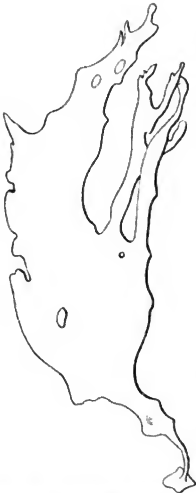


Fig. 314. *Durvillaea* n. GRABENDÖRFER.

Durvillaeae.

Durvillaea, in welche Gattung ich hier mit KJELLMAN u. a. Sarcophycus einschließe, besitzt Laminaria-ähnlichen Habitus und Laminaria-gleiche Dimensionen. Eine große Haftscheibe, welche nach MEYEN bis 5 Zoll breit wird, trägt einen dicken Stiel, welcher oben in eine bald mehr, bald weniger tief fingerförmig geteilte Spreite (Fig. 314) übergeht, deren Finger z. B. bei D. utilis aufgeblasen-gerundet sind. Man würde nun auch ein Laminarien-ähnliches Wachstum mit interkalarem Vegetationspunkt und event. Laubwechsel annehmen. Indes ist von letzterem nichts bekannt und GRABENDÖRFER zeigte, daß die Pflanze überall gleichmäßig durch einfache Teilung der Rindenzellen zu wachsen vermag, daß ein interkalarer Vegetationspunkt fehlt. Demgemäß müssen auch die Lappen usw. ganz anders entstehen wie

bei den Laminarien; sie sind tatsächlich einfach lokale Auswüchse und entstehen am Rande des „Blattes" als Zäpfchen, die sich besonders an ihrer Spitze verlängern, freilich ohne daß auch hier ein bestimmter Vegetationspunkt sichtbar wird. Nach allem ist also Durvillaea eine Parallelbildung zur Laminaria, deren Aufbau aber eine Verwandtschaft nicht zu dokumentieren vermag.

Die Konzeptakeln sind über die ganze Fläche des Sprosses zerstreut und greifen gelegentlich auf den Stiel über.

Haargruben und Konzeptakeln.

Die Haargruben der Fucaceen sind flaschenförmige Hohlräume, welche, selbst in das Gewebe eingebettet, nur mit enger Öffnung nach außen münden. Auf ihrem verbreiterten Grunde erzeugen sie, wie längst bekannt, farblose Haare mit basalem Vegetationspunkte, welche ihrerseits durch die enge Öffnung hinauswachsen und dann in einem dichten Büschel über die Oberfläche hervorragen. Daß sie mutmaßlich der Pflanze einen Lichtschutz gewähren, soll an anderer Stelle erörtert werden. Die Haargruben sind

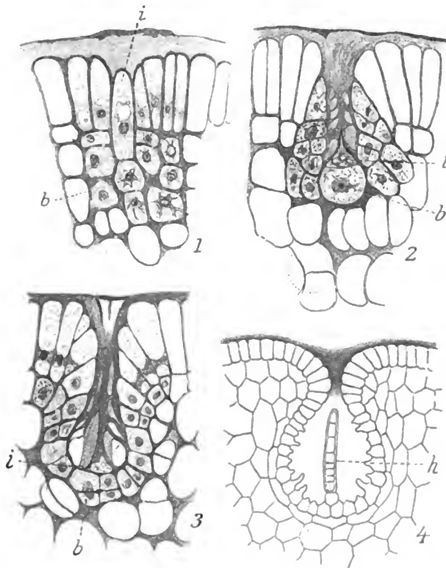


Fig. 315. Konzeptakelbildung. *1—3 Fucus serratus* n. BOWER. *4 Cystosira* n. VALIANTE. *i* Initiale. *b* Basalzelle ders. *h* Haar aus der Initiale gebildet.

in unserer Familie weit verbreitet, doch erinnere ich mich nicht, solche überall gesehen zu haben, z. B. nicht bei Ascophyllum, Pelvetia, Halidrys.

Den Haargruben völlig gleichgestaltet sind die Konzeptakeln (Fig. 316), nur führen sie am Grunde Oogonien und Antheridien. Neben diesen fehlen rein vegetative Haare nicht, und besonders nahe der Mündung werden fast ausschließlich solche gebildet, um dann ebenfalls in einem mehr oder weniger langen Büschel über die Sproßoberfläche hervorzutreten.

Während die Haargruben, wo sie vorkommen, über die ganze Fläche des Thallus verteilt zu sein pflegen, sind ja die Konzeptakeln fast immer auf bestimmte Orte beschränkt; darüber wurde bereits oben berichtet.

Daß Haargruben und Konzeptakeln homologe Gebilde seien, hat zuerst Bower auf Grund der Entwickelungsgeschichte klar nachgewiesen. Später wurde die Entstehung der Konzeptakeln von Valiante, mir selbst, von Barton und von Gruber an verschiedenen Arten und Gattungen verfolgt. Die Sache verläuft nicht bei allen Formen genau gleich, doch scheinen mir prinzipielle Unterschiede nicht vorzuliegen.

Die Entwickelung des Konzeptakulums beginnt stets damit, daß eine Zelle der Außenrinde (Initiale, *i* Fig. 315) in Wachstum und Teilung hinter den Nachbarn zurückbleibt. Dadurch gerät sie in eine schwache Vertiefung (Fig. 315, *1*). Indem nun die Nachbarzellen der Initiale sich wiederholt und reichlich teilen, wird diese selbst immer mehr in eine Grube versenkt (Fig. 315, *2*); gleichzeitig beginnt ihre obere Hälfte zu schrumpfen und abzusterben, während die untere noch lange erhalten bleibt (Fig. 315, *2*, *3 i*). Die Wandung der sich immer mehr vertiefenden Grube wird auch weiterhin durch die Nachbarn der Initiale resp. deren Derivate gebildet, außerdem aber, wie ein Vergleich der Figuren leicht ergibt, durch diejenige Zelle der Innenrinde, welche die Initiale trug (*b* Fig. 315). So resultiert ein ziemlich weiter Hohlraum mit enger Mündung, auf dessen Boden schließlich die letzten Reste der Initiale vernichtet werden, um den jetzt hier entstehenden Oogonien, Antheridien und Haaren Platz zu machen.

So verhält sich Fucus serratus nach Bower. Bei Ascophyllum sah ich die Initiale nicht absterben, sondern beobachtete, daß sie resp. ihre Teilungsprodukte an dem Aufbau des Konzeptakelgrundes teilnehmen.

In einem gewissen Gegensatze zu den eben erwähnten Formen steht nach Valiante Cystosira, nach meinen Untersuchungen Halidrys, nach Barton Turbinaria. Hier lösen sich eine, bisweilen mehrere Initialen aus dem Verbande mit den Nachbarn, sie gehen aber nicht zugrunde, sondern teilen sich mehrfach quer (Fig. 315, *4*) und werden zu einem langen Haar (*h*), welches auf dem Grunde des jungen Konzeptakulums steht und mit seiner Spitze aus der Öffnung hervorragt. Die Sexualorgane entstehen dann seitlich von diesem Haar.

Auch bei Himanthalia weist die Entwickelung des Konzeptakulums Beziehungen zu Haaren auf. Die ganze Initiale aber geht hier zugrunde.

Fast scheint es, als ob in den einzelnen, von uns oben unterschiedenen Gruppen die Art der Konzeptakelbildung einigermaßen konstant sei, doch bedarf es weiterer Untersuchungen, um diese Meinung sicher zu begründen.

Trotz der erwähnten Abweichungen stimmt doch, das mag nochmals betont werden, die Konzeptakelentwickelung überall bei den Fucaceen darin überein, daß die Nachbarzellen der Initiale die Hauptarbeit leisten, daneben auch die „Basalzelle“ derselben, die Initiale selber verhält sich etwas verschieden, sie geht entweder zugrunde oder wächst zu einem Haar aus usw., überall aber kommt ihr zweifellos irgend eine nennenswerte Funktion nicht zu.

So isoliert wie die Fucaceen selber unter den Phaeophyceen, so vereinsamt stehen auch scheinbar die Konzeptakeln derselben in dieser Algengruppe da, und doch glaube ich, gibt es die Möglichkeit, an niedere Formen in dieser Beziehung anzuknüpfen. Ich meine an die Soranthera, Chnoospora, Hydroclathrus u. a., die wir auf S. 374 erwähnten und abbildeten. Schon hier sehen wir die Sporangien sich stets in der Nähe und am Rande von Gruben bilden, welche auf ihrem Grunde Haare produzieren. Oft sind die Haarschöpfe sogar recht klein, die Sporangien recht zahlreich. Es dürfte nicht schwer fallen, sich vorzustellen, daß die Prozesse dort sich zu denjenigen bei den Fucaceen entwickelt haben. Ist das richtig, so wäre bei den Cystosiren noch der primitivere Typus gegeben, in welchem noch ein oder wenige Haare sichtbar sind; in den anderen Fällen (Fucus usw.) wäre auch das eine fast funktionslose Haar reduziert worden.

Natürlich soll damit nicht gesagt sein, daß man nun die Fucaceen von den obigen Formen ableiten müsse. Dafür liegen weitere Beweise nicht vor. Immerhin ist es von Interesse, bei niederen Formen eines großen Verwandtschaftskreises Prozesse aufzudecken, welche bei höheren modifiziert wiederkehren. Übrigens mögen auch schon die Cryptostomata mancher Laminariaceen, der Dictyoteen usw., die Haarbüschel der Aglaozonien usw. in gewissem Sinn als Vorläufer der Haargruben aufgefaßt werden, wie das Bower, Murray u. a. andeuten. Denn schon hier isolieren sich die Rindenzellen, welche Haare produzieren sollen, von ihren Nachbarn und wachsen dann erst zu langen Fäden aus (S. 482).

Die Frage, ob die Konzeptakeln fertile Haargruben (Oltmanns) oder die letzteren sterile Konzeptakeln seien (Bower), ist mit Sicherheit momentan ebensowenig zu entscheiden wie die Annahme Barton's zu erweisen ist, daß beide phylogenetisch gleich alt seien. Ist es richtig, daß man auf Asperococcus, Hydroclathrus und Genossen zurückgehen darf, oder doch auf Sori und Haargruben, wie sie dort vorkommen, so verschieben sich die obigen Fragen wohl etwas, aber sie sind auch von diesem Gesichtspunkt aus momentan kaum zu erledigen.

Sexualorgane und Befruchtung.

Schon oben wurde berichtet, daß die Konzeptakeln zahlreiche Haare, speziell in der Nähe der Mündung, produzieren (Fig. 316) — man nennt sie Paraphysen. Zwischen ihnen entspringen aus der Konzeptakelwand die Sexualorgane und zwar derart, daß bei vielen Arten Antheridien und Oogonien, unregelmäßig gemengt, im nämlichen Konzeptakulum erscheinen. Bei einigen Formen (Cystosira spec., Pycnophycus) jedoch sind Oogonien und Antheridien auf verschiedene Zonen des Konzeptakulums verteilt (Oogonien unten, Antheridien oben), und endlich gibt es zahlreiche Spezies, bei welchen die ungleichnamigen Geschlechtsorgane nicht bloß in verschiedenen Konzeptakeln stehen, sondern auch auf verschiedene Individuen verteilt, also zweihäusig sind (Fig. 316). Alles das wechselt häufig in derselben Gattung, z. B. sind Fucus vesiculosus und F. serratus zweihäusig, F. platycarpus dagegen ist zwitterig. Daß bei letzterem eine Proterandrie oder Proterogynie zu verzeichnen sei, ist nach den vorliegenden Angaben unwahrscheinlich.

Die Oogonien entspringen stets der Wandung des Konzeptakulums. Bei Sarcophycus potatorum treiben nach Whitting einige Wandzellen ein verzweigtes Fadensystem, an welchem die Oogonien in Mehrzahl seit-

lich stehen (Fig. 317, *1*), genau wie die Antheridien (s. unten); bei allen anderen Fucaceen sind die Oogonienträger unverzweigt, es wölben sich plasmareiche Wandungszellen des Konzeptakulums vor und zerfallen dann

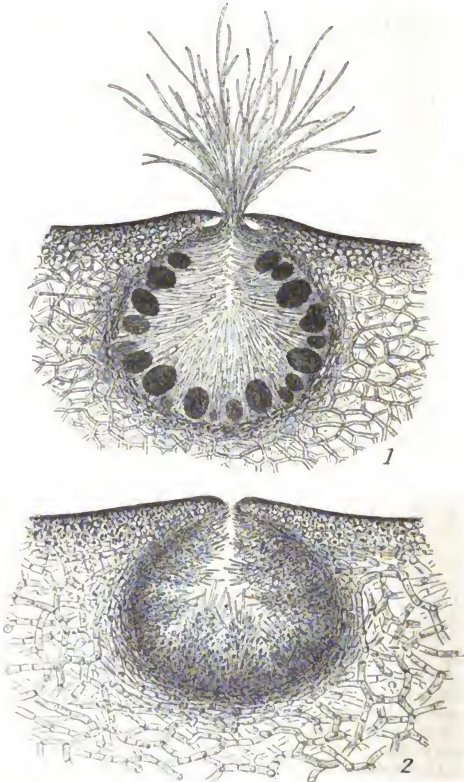


Fig. 316 n. THURET. *1* weibliches Konzeptakulum von *Fucus platycarpus*. *2* männliches Konzeptakulum von *Fucus vesiculosus*.

durch eine Querwand in das eigentliche Oogonium und in die Stielzelle. Letztere ist bald ganz in die Wandschicht eingesenkt, bald tritt sie etwas über dieselbe hervor (Fig. 317, *2 st*).

Das junge Oogon ist schon bei seiner Anlage mit reichlichem Plasma gefüllt; dieses nimmt aber noch unter stetigem Wachstum des Gesamtorgans erheblich zu (Fig. 317, *2*), endlich zerfällt die ganze Plasmamasse bei Fucus in acht Portionen, welche gegen einander polygonal abgeflacht erscheinen (Fig. 317, *3*); jedes Polygon ist die Anlage eines Eies; dieselben sind durch helle Linien, welchen wahrscheinlich ganz zarte Wände ent-

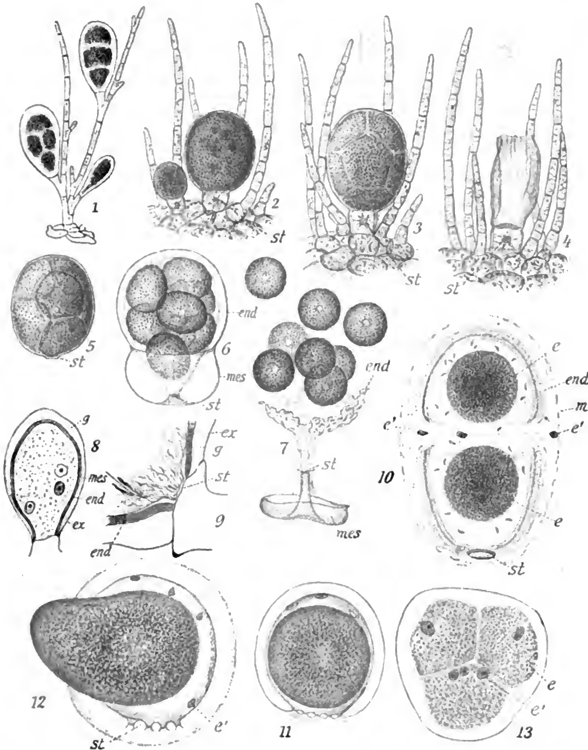


Fig. 317 n. THURET, OLTMANNS, MURRAY u. FARMER. *1* Oogonienstand von *Sarcophycus*. *2—9 Fucus*-Oogonien und deren Entleerung. *2*, *3* junge Stadien. *4* Stiel mit leerem Exochiton. *5* isoliertes Oogon. *6*, *7* Befreiung der Eier. *8*, *9* Längsschnitt durch ein Oogon resp. durch dessen Basis. *st* Stiel resp. dessen Narbe. *ex* Exochiton, *mes* Mesochiton. *end* Endochiton. *g* Gallerte. *10* Oogonium von *Pelvetia*. *m* Mesochiton. *11*, *12* Oogonien von *Himanthalia* das Ei ausstoßend. *13* Oogon von *Ascophyllum*. *e* Eier. *e'* reduzierte Eier.

sprechen (s. unten), getrennt, in ihrer Mitte sieht man einen Fleck, den Zellkern.

Bei anderen Fucaceen ist die Zahl der im Oogon gebildeten Portionen resp. Eier geringer. Bei Ascophyllum, Hormosira u. a. werden deren vier gebildet, bei Pelvetia zwei (Fig. 317, *10*) und bei der weitaus größten Zahl von Gattungen aus unserer Familie findet überhaupt keine Zerlegung des Oogonplasmas statt, d. h. es wird in jedem derselben nur ein Ei definitiv gebildet (Fig. 317, *12*). Wir werden in einem späteren Kapitel zu zeigen haben, daß trotzdem mehrere Eier in solchen Oogonien angelegt werden, und daß Reste dieser Anlagen stets in Gestalt von überzähligen Kernen resp. Zellchen nachweisbar sind. Besonders deutlich treten diese in Gestalt von kleinen, farblosen Körperchen bei Pelvetia (Fig. 317, *10*) im Äquator des Oogoniums hervor, bei Himanthalia an der Peripherie (Fig. 317, *11*).

Schon auf ziemlich jungen Stadien konnten FARMER und WILLIAMS mehrere Schichten in der Membran der jungen Oogonien unterscheiden, es sind deren drei, welche sie Epi-, Meso- und Endochiton nennen (Fig. 317, *8*). Sie alle berühren an ihrer Basis die Wandung der Stielzelle, ohne daß in der Querwand selbst eine Differenzierung sichtbar würde. Der Exochiton ist durch einen relativ breiten Zwischenraum, der Gallerte (*g*) enthalten dürfte, vom Mesochiton getrennt. Letzterer liegt dem Endochiton zunächst dicht auf.

Von dieser innersten Schicht gehen, wie schon angedeutet, wohl bei allen mehreiigen Gattungen zarte Wände aus, welche zwischen die Eier eindringen und das Oogon derart fächern, daß in jedem Fach ein Ei liegt. FARMER und WILLIAMS konnten jene Gebilde bei Fucus und Ascophyllum nachweisen (Fig. 317, *9*), ich sah solche an Pelvetia und, durch jene Autoren aufmerksam gemacht, an Präparaten von Fucus, welche Herr MAILLEFER in meinem Institut gefertigt hatte. Damit stimmt überein, daß FARMER und WILLIAMS isolierte Fucuseier noch mit einer Membran umgeben fanden, welche sie als die Reste jener Scheidewände ansprechen.

Durch solche Befunde wäre dann auch völlige Ähnlichkeit mit den plurilokulären Sporangien der Cutlerien usw. dargetan.

Zwecks Entleerung der Eier reißt, zunächst bei Fucus, der Exochiton am Scheitel auf, und nachdem eine Loslösung von der Stielzelle stattgefunden, schlüpft das ganze Oogon, noch von Endo- und Mesochiton (Eisack) umgeben, aus dem zurückbleibenden Exochiton heraus (Fig. 317, *4*, *5*).

Der eiförmige Körper gelangt durch den das Konzeptakulum füllenden Schleim vor die Mündung desselben, und hier findet — in Berührung mit dem Seewasser — völlige Öffnung statt. Der Endochiton quillt etwas auf, dadurch wird der Mesochiton auf dem Scheitel gesprengt und gleitet (Fig. 317, *6*), vielleicht infolge vorheriger Spannung, rückwärts gegen die Basis des Ganzen, die an der verdünnten ehemaligen Stielzellen-Querwand (die wie ein großer Tüpfel erscheint) noch deutlich erkennbar ist.

Schließlich wird der Endochiton gesprengt (Fig. 317, *7*) und mit ihm wohl die Scheidewände zwischen den einzelnen Eiern. Diese letzteren hatten schon während der geschilderten Prozesse begonnen sich abzurunden und gelangen nun als völlig nackte, kugelige Körper in das umgebende Wasser.

Die Modalitäten der Entleerung sind bei Ascophyllum im wesentlichen dieselben wie bei Fucus, doch verquillt hier fast der gesamte Eisack.

Auch Pelvetia läßt den Exochiton im Konzeptakulum zurück, aber vor der Mündung des letzteren werden Meso- und Endochiton nicht abgestreift, sondern sie quellen nur in verschiedener Weise auf, wobei eine ziemlich

komplizierte Struktur zum Vorschein kommt, die im einzelnen noch wenig studiert ist. Nur soviel ist klar, daß am äquatorialen Gürtel Quellung und Auflockerung am ausgiebigsten sind. Diese Stelle ist es denn auch, durch welche die Spermatozoiden den Weg zu den Eiern finden.

Die Angaben über die Eientleerung bei Himanthalia sowie bei den meisten Cystosira-Sargasseen sind etwas lückenhaft (s. auch DODEL-PORT). Ob die Loslösung der Oogonien vom Stiele wesentlich abweichend verlaufe, mag bezweifelt werden. Die Abstreifung des Eisackes aber dürfte meistens einfacher sein. Bei Himanthalia zieht sich das Ei von den oben genannten Membranlamellen zurück und durchbricht dieselben dann seitlich (Fig. 317, *12*). Für Cystosira barbata gibt THURET eine Verquellung der ganzen Hüllen an. Im übrigen sind die Angaben, wie gesagt, hier vielfach unzureichend, fest steht nur, daß stets nackte, kugelförmige Eier resultieren.

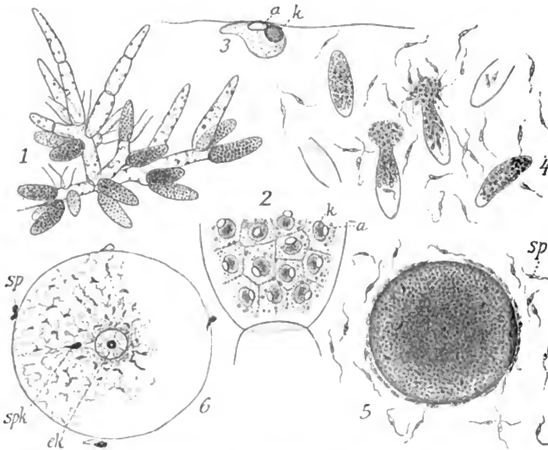


Fig. 318. *Fucus.* *1* Antheridienstand n. THURET. *2* basales Stück eines Antheridiums, in welchem gerade die Spermatozoiden angelegt sind, n. GUIGNARD. *3* Spermatozoid n. GUIGNARD. *a* Augenfleck. *k* Kern. *4* isolierte Antheridien in der Öffnung begriffen n. THURET. *5* Ei von Spermatozoiden umschwärmt n. THURET. *6* Querschnitt durch ein soeben befruchtetes Ei n. FARMER. *ek* Eikern. *spk* Spermakern. *sp* Spermatozoiden.

Die Antheridien entstehen an reich verzweigten, fast farblosen, monosiphonen Fäden (Fig. 318), und zwar treten sie an die Stelle eines Seitenzweigleins, wie wir das so oft für Phaeosporeen hervorgehoben haben. Man kann hier am besten von einem Antheridienstand reden, und ein solcher entspricht natürlich einem Oogonienstand von Sarcophycus (Fig. 317, *1*) oder einem Einzeloogonium der anderen Gattungen.

Die männlichen Organe bilden zahlreiche Spermatozoiden, welche denen von Cutleria u. a. im wesentlichen gleichen. Die birnförmigen Körperchen

tragen auch seitlich den Augenfleck (*a*) (Fig. 318, *3*), und diesem entspringen die beiden verschieden gerichteten Geißeln. Kleine Abweichungen kommen vor. Bei Fucus u. a. sind die Samenkörper ziemlich spitz und von den Flanken her abgeflacht; bei Himanthalia, Cystosira u. a. dagegen nähern sie sich mehr der Kugelform und lassen außerdem eine sehr starke Verkürzung der rückwärts gerichteten Geißel erkennen.

Die Entwickelungsgeschichte der Antheridien, welche wir im einzelnen im Kapitel über Sexualorgane schildern, sowie direkte Betrachtung ergibt, daß feste Trennungswände zwischen den einzelnen Spermatozoiden der Fucaceen nicht gebildet werden (Fig. 318, 2), obwohl man das mit Rücksicht auf die verwandten Cutleriaceen erwarten sollte, vielmehr gleichen jene Organe erheblich den unilokulären Sporangien; doch scheint es nicht notwendig, dieserhalb die Antheridien den soeben genannten Organen homolog zu setzen, ist doch auch für Ect. secundus bekannt, daß in den Antheridien keine durchaus festen Trennungswände auftreten, obwohl hier im übrigen völlig der Habitus der plurilokulären Sporangien gewahrt ist.

Bei Halidrys, Cystosira, Bifurcaria ist die Entleerung der Spermatozoiden relativ einfach. Die Membran der Antheridien verquillt an der Spitze der letzteren, die Spermatozoiden treten zunächst noch bewegungslos und zu einem Ballen vereinigt heraus; so gelangen sie in den Schleim, welcher die Konzeptakeln ausfüllt und gleiten, wohl durch die Paraphysen geführt, aus der Öffnung des Konzeptakulums heraus. Erst jetzt dürfte für gewöhnlich die Bewegung der Spermatozoiden beginnen.

Die Antheridiumwand der soeben genannten Formen zeigt, soweit bekannt, keine besondere Struktur, in der Gruppe der Fuco-Ascophylleen aber, der Himanthalien usw. ist sie mehrschichtig in demselben Sinne wie die der Oogonien. Danach erfolgt auch die Entleerung der Spermatozoiden ähnlich wie dort. In einen Sack eingeschlossen treten sie aus den Konzeptakeln heraus und werden frei durch Verquellen des letzteren an seinem Scheitel. Ein Abstreifen des Mesochiton wird nicht wahrgenommen.

Die Spermatozoiden sind nach Bordet chemisch nicht reizbar, wohl aber stark empfindlich für Kontakt.

An den Küsten derjenigen Meere, welche einen regelmäßigen Wechsel der Gezeiten erkennen lassen, ist die Entleerung der Sexualorgane an diese vielfach gebunden. Die meisten Fucus-Arten, Ascophyllum, Himanthalia usw., welche zwischen der Hoch- und Niedrigwasserlinie wachsen, lassen ihre Oogonien und Antheridien zur Zeit der Trockenlegung austreten, und es ist ein leichtes während der Ebbe die orangegelben Antheridien- oder die olivgrün-braunen Oogonienhaufen an solchen Fucaceen zu beobachten. Zu dieser Zeit sind die Eier resp. Spermatozoiden noch von den oben geschilderten Hüllen umgeben; erst wenn die Flut für Benetzung sorgt, werden die Sexualorgane vollends frei und die Befruchtung wird vollzogen. Altbekannt ist es auch, daß solche Fucaceen das beste Material abgeben, um den Sexualakt unter dem Mikroskop zu verfolgen. Man braucht nur die Konzeptakeln führenden Sproßteile rechtzeitig zu sammeln und in Uhrgläsern usw. mit Seewasser abzuspülen. Dann sieht man den oben geschilderten Öffnungsmechanismus sich vollziehen; man kann außerdem die Befruchtung jederzeit dadurch hervorrufen, daß man Eier und Spermatozoiden diözischer Arten zunächst getrennt sammelt und dann beliebig vereinigt.

Es muß aber betont werden, daß zeitweilige Trockenlegung für den Austritt der Sexualorgane keineswegs eine unerläßliche Bedingung ist. Dieselben Arten, welche in der Nordsee ihre Oogonien und Antheridien

zur Ebbezeit entleeren, tun dies in der Ostsee ganz normal bei ständiger Bedeckung mit Wasser, und für viele andere Formen wie Halidrys, Cystosira, Sargassum usw., welche niemals über die Wasseroberfläche emportauchen, gilt genau das gleiche. Eins aber dürfte auch diesen stets untergetauchten Tangen eigen sein: eine Periodizität in der Entleerung. FARMER und WILLIAMS betonen das ausdrücklich für Halidrys, und auch für die anderen Gattungen muß man wohl annehmen, daß nicht ständig vereinzelte Geschlechtsorgane zum Vorschein kommen.

Solche periodischen Entleerungen größerer Mengen von Oogonien und Antheridien sind aber für die Sicherung des Geschlechtsaktes zweifellos von erheblicher Bedeutung.

Der Mechanismus, welcher die Ausstoßung der isolierten Oogonien aus den Konzeptakeln besorgt, ist nicht im einzelnen klar. Der die letzteren füllende Schleim und dessen Quellung wird schon beteiligt sein, daneben auch wohl der Druck der Konzeptakelwandung auf diesen. Doch ist mir zweifelhaft, ob die beiden Faktoren, die zum Teil auch PIERCE wieder heranzieht, zur Erklärung ausreichen.

Vereinigt man in der oben beschriebenen Weise Oogonien und Antheridien von Fucus und anderen Fucaceen unter dem Mikroskop, so resultiert das seit THURET bekannte Bild (Fig. 318, *5*). Die Spermatozoiden stürzen in großer Zahl auf die großen nackten Eizellen, heften sich mit der vorderen Geißel fest und führen mit der rückwärts gerichteten sehr lebhafte Bewegungen aus. Sind sie genügend zahlreich, so kann das Ei durch ihre Bewegung in Rotation versetzt werden. Das alles dauert aber nur wenige Minuten, dann plötzlich verlassen alle Spermatozoiden das Ei. Wie bei Ectocarpus ist dies der Moment, in welchem ein Spermatozoid mit dem Ei verschmolzen ist. Auch die weiteren Ereignisse spielen sich sehr rasch ab; nach FARMER's wie nach STRASBURGER's Beobachtungen bedarf es nur eines Zeitraumes von weiteren fünf Minuten, bis der Spermakern zum Eikern vorgedrungen ist (vgl. Fig. 318, *6*). Die Ausscheidung einer Membran läßt dann auch nicht lange auf sich warten.

Über die Einzelheiten dieses Prozesses wird später berichtet werden.

Da fast immer mehrere Fucaceen beisammen wachsen und auch ihre Geschlechtsorgane gleichzeitig entleeren, liegt die Frage nach etwaigen Bastarden sehr nahe. Tatsächlich ist auch eine Wechselbefruchtung möglich; THURET zeigte zuerst, daß Fucus vesiculosus (weiblich) durch F. serratus (männlich) erfolgreich befruchtet wird. WILLIAMS erhielt Bastarde mit F. vesiculosus als Weibchen und Ascophyllum als Männchen; ebenso drangen Spermatozoiden von Fucus serratus in die Eier von Ascophyllum ein. In allen Fällen war die Weiterentwickelung der befruchteten Eier in der Kultur eine mäßige; bald blieb es bei der Umhüllung mit Membran, bald kamen etwas größere Keimpflanzen zum Vorschein, die aber auch schließlich zugrunde gingen. Das beweist nicht, daß nicht in der freien Natur die fraglichen Bastarde vorkämen. Der einzige Fall dieser Art aber ist meines Wissens bei WILLIAMS hervorgehoben, er fand eine Mittelform zwischen Ascophyllum und Fucus, die freilich einer genaueren Beschreibung noch harrt.

Andere Fortpflanzungsmodalitäten als die geschlechtliche spielen im Leben der Fucaceen keine nennenswerte Rolle. Irgendwelche ungeschlechtlichen Schwärmer, Brutknospen oder etwas ähnliches sind nicht bekannt. Nur durch Zerbrechen größerer Pflanzen kann eine Vermehrung erfolgen, doch geschieht das nur unter abnormen Lebensverhältnissen, wie das oben für Ascophyllum scorpioides, Sargassum usw. erwähnt wurde.

Anatomie.

Der anatomische Aufbau der Fucaceen, den besonders REINKE, WILLE, VALIANTE und OLTMANNS studierten, gleicht demjenigen der Laminarien ganz erheblich. Deshalb können wir uns hier kurz fassen.

Halten wir uns zunächst an Fucus und seine Verwandten, so wiesen wir schon auf S. 494 nach, daß die jungen Keimlinge (Fig. 297) Zentralkörper und Rinde in üblicher Weise erkennen lassen. Hier schließen noch alle Elemente dicht zusammen, wenn aber auf älteren Stufen die Rinde neue Elemente an den Zentralkörper anbaut, dann trennen sich die Gewebe des

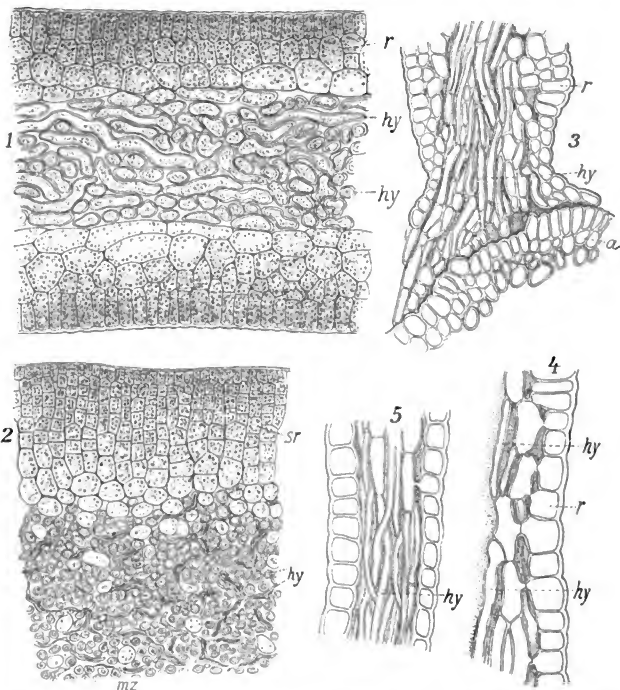


Fig. 319. *Fucus*-Anatomie n. OLTMANNS. *1* Querschnitt durch die Laubfläche. *2* Stück eines Querschnittes durch die Rippe. *3* Längsschnitt durch die Basis einer jungen Pflanze (mit Haftscheibe). *4* Stück eines solchen. *5* Längsschnitt durch den „Stiel“ einer solchen. *r* Rinde. *hy* Hyphen. *mz* Markzellen. *sr* sekundäre Rinde. *a* fremde Alge als Substrat.

letzteren nach dem Muster der Laminarien von einander (Fig. 298), und wie bei dieser Gruppe hat es damit auch in den abgeflachten Thallusteilen sein Bewenden, höchstens treten einige Hyphen auf, wie in Fig. 319, *1* zu ersehen ist. In den Rippen und Stielen freilich ist das anders (Fig. 319, *2*), in diesen entwickeln sich die Hyphen, welche aus der Basis der Zentralkörper- und Rindenzellen hervorgehen (Fig. 319, *4*), so reichlich, daß die Markzellen inselartig in die Masse der letzteren eingebettet erscheinen. *Hyphen.*

Die Hyphen wachsen aber hier nur zum kleinen Teile quer durch die längslaufenden Markfäden hindurch, die übergroße Mehrzahl schlängelt sich zwischen ihnen abwärts und dokumentiert schon dadurch, wie auch durch die stark verdickten Wände, daß es sich um Festigungselemente handle.

In den unteren Regionen unserer Pflanzen werden die Hyphen so zahlreich, daß die Markzellen (schon in den Keimpflanzen Fig. 319, *3*, *5*) ganz zurücktreten. Sie brechen zeitig, nicht bloß tief unten an der Basis (Fig. 319, *3*), sondern auch höher am Sproß hervor, verschlingen sich und endigen größtenteils in der Haftscheibe, die ausschließlich aus einem dichten Flechtwerk von Hyphen besteht, das sich allen Unebenheiten des Bodens anschmiegt und dadurch die Befestigung am Substrat tadellos ausführt. Die Haftscheibe wächst durch Verlängerung der Hyphen am Rande des Ganzen.

Die Hyphen sind, als zugfeste Elemente, besonders bei den Brandungliebenden Fucus-Arten usw. ausgebildet, und Wille hat ja auch durch Belastungsversuche deren außerordentliche Tragfähigkeit nachgewiesen. Bei den Gliedern der Cystosira-Sargasseenreihe treten sie nicht in dem Maße in den Vordergrund, die Zentralkörperzellen trennen sich bei ihnen nicht so leicht von einander, sie bilden vielmehr in manchen Teilen der Pflanze ein ziemlich festes Gewebe, vergleichbar ungefähr dem, welches wir im geringelten Zentralkörper der Laminariaceen finden. In den unteren Regionen freilich werden auch in dieser Gruppe Hyphen meistens reichlich entwickelt, um die Haftscheibe zu bilden.

Bifurcaria aber und wohl auch noch eine oder die andere Art verzichten, soweit bekannt, ganz auf Hyphenbildung.

Bei anderen Verwandten von Cystosira und Sargassum treten an Stelle größerer Haftscheiben Krallen auf, die, soviel man weiß, sich genau so verhalten wie die von Laminaria.

Die Zellen des Zentralkörpers, welche sich von einander lösen (Markfäden), sind natürlich event. auch wie bei den Laminarien durch Querverbindungen an einander gekettet, und wie diese besitzen sie nach Hick und Wille perforierte Querwände. Die „Siebnatur“ derselben ist zwar nicht so deutlich wie bei den großen Zellen von Macrocystis usw., immerhin wird man auch hier eine tatsächliche Durchbohrung der Wände annehmen dürfen.

Die lufthaltigen Schwimmblasen entstehen bei Cystosira nach Valiante, bei Fucus nach meinen Erfahrungen, ebenso wie diejenigen der Laminarien, durch einfache Spaltung des Markgewebes. Diese wird veranlaßt durch bedeutendes, lokales Fächenwachstum in den Rindenelementen. Infolge dieser einfachen Entwickelung ist an der Innenwand der Blasen keine besondere Struktur bemerkbar, ja die zerrissenen Markfäden ragen bisweilen noch in den Hohlraum hinein. *Schwimmblasen.*

Bei Halidrys ist, wie ich aus Ed. Gruber's mündlichem Bericht entnehme, die Sache etwas komplizierter. Die Diaphragmen, welche die schotenförmigen Schwimmblasen kammern, bestehen aus isodiametrischen Zellen, Säulen aus langgestreckten Fasern aber verbinden dieselben. Da

die Säulen sich an den Diaphragmen verbreitern, auch wohl in einige Stränge teilen, erhält man den Eindruck, als ob sie als Streben zwischen die einzelnen Platten eingeschaltet wären.

Dickenwachstum. Wer die derben Stiele der Fucaceenbüsche betrachtet, wird sich sagen, daß an ihnen ein Dickenwachstum Platz greifen muß. Solches kann natürlich in üblicher Weise durch die peripheren Rindenzellen erfolgen, doch zeigte sich, daß bei Fucus die sekundäre Verdickung älterer Sprosse von einer Zelllage ausgeht, welche dicht unter der äußersten Rindenschicht liegt. Ein Vergleich von Fig. 319, *1* und 319, *2* zeigt deutlich, daß die epidermoidale Zelllage bei solchem Prozeß unverändert bleibt, daß aber die unter ihr liegenden Zellen sich zu Parallelreihen (*sr*) entwickelt haben, die schließlich jene Außenschicht sprengen. Ähnlich ist Cystosira.

Ganz an der Basis der Büsche pflegen die stets neu hervorbrechenden Hyphen die oberflächliche Rindenschicht zu sprengen und dann ihrerseits durch ständige Vermehrung für Verdickung zu sorgen.

Auf dieselbe Weise wächst auch die Haftscheibe.

Verletzungen usw. Verletzungen der Gewebe von Fucaceen durch nagende Tiere sind ungemein häufig, und fast möchte man glauben, daß diese Tange keinerlei Schutzvorrichtungen gegen Tierfraß haben.

Die Wunden werden durch Teilungen in den bloßgelegten Zellen geschlossen (vgl. das Kapitel über Wundverschluß); außerdem tritt Ersatz der verlorenen Glieder durch adventive Sprosse dort ein, wo nicht (Ascophyllum usw.) noch ein Vorrat an ruhenden Scheitelzellen vorhanden ist.

Die Adventiväste entstehen bei Pelvetia und Fucus, das ist immer nachweisbar, aus Zellen des Zentralkörpers (aus Markfäden) dadurch, daß diese an eng umschriebenen Stellen viele Teilungen erfahren. Ganz ähnlich sind auch nach Valiante bei Cystosira die Zentralkörperzellen die Ursprungsorte für die Adventiväste, die ja bei nicht wenigen Arten dieser Gattung fast gesetzmäßig auftreten (s. S. 506). An den kurzen Hauptstämmen brechen die Äste, besonders die unteren, periodisch (meist wohl jedes Jahr) ab. Die Stumpfe werden von der umgebenden Rinde überwallt, entwickeln aber selber aus einem Markfaden durch Teilung eine neue Scheitelzelle, welche dann ihrerseits einen Sproß liefert. Der Prozeß kann sich des öfteren wiederholen.

Auf den Zentralkörper gehen, wenn auch nur indirekt, schließlich die Adventiväste zurück, welche (meist ohne äußere Verletzungen) aus den Haftscheiben von Fucus entspringen. Reinke zeigte, daß sie durch Teilung aus Hyphen hervorgehen, welche nicht oberflächlich, sondern tief unten in dem Haftorgan liegen. Die jungen Sprosse müssen danach einige Hyphenlagen durchbrechen, ehe sie an die Oberfläche kommen.

Die Einzelzellen der Fucaceen bieten nicht viel besonderes.

Die Wandungen bestehen zum Teil aus Zellulose, daneben kommt der Schleim reichlich zum Vorschein. Er trennt ja alle Zellen des Markes usw. von einander resp. schließt sie ein. Wie immer dürfte es sich um Pektate handeln, doch ist genaues nichts bekannt.

Die Zellen führen stets kleine Chromatophoren, in der Rinde zahlreiche, im Zentralkörper wenige. Über das „Fucosan" Hansteen's, das als Assimilationsprodukt angesprochen wird, reden wir im allgemeinen Teile des Buches.

Die Kerne finden sich in Einzahl in den annähernd isodiametrischen Zellen, dagegen sind sie in Mehrzahl nicht selten in den langen Markfäden zu finden.

Ihre Teilungen verlaufen mitotisch nach Vorschrift, doch sind solche Prozesse nach Farmer und Williams von äußeren Faktoren nicht ganz unabhängig; z. B. finden die Mitosen nicht statt, solange die Pflanzen trocken liegen, dagegen setzen sie kurz nach der Wiederbenetzung der Tange ein.

Literatur.

Agardh, J. G., Species, genera et ordines Algarum 1848. **1.**

Areschoug, J. E., Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae. Acta Soc. scient. Upsal. 1854. Ser. 3. **1.**

Askenasy. Algen. Forschungsreise S. M. S. „Gazelle". **4.**

Barton, E. S., Systematic and structural account of the genus Turbinaria. Transact. Linn. Soc. Lond. 2 ser. Bot. 1891. **3.** p. 215.

—— Xiphophora Billardieri Mont. Murray's Phycological Memoirs 1893. Part II, Nr. 6.

Bordet, J., Contributions à l'etude de l'irritabilité des spermatozoides chez les Fucacées. Bull. de l'Acad. Bruxelles 1894. **27.** p. 863.

Bower, On the Development of the Conceptacle in the Fucaceae. Quart. Journ. micr. sc. 1880. **20.**

Dodel-Port, Biologische Fragmente. I. Cystosira barbata. II. Exkretionen der sexuellen Plasmamassen vor u. während der Befruchtung usw. Kassel 1885.

Farmer, J. B., and Williams, J. Ll., Contributions to our Knowledge of the Fucaceae, their Life-history and Cytology (w. 6 pl.). Phil. Trans., B., 1898. **190.** p. 623—645.

Grabendörfer, J., Beitr. z. Kenntnis der Tange. Bot. Ztg. 1885. **43.**

Greville, R. K., Algae britannicae etc. Edinburgh 1830.

Gruber, E., Üb. Aufbau u. Entwickelung einiger Fucaceen. Biblioth. botanica 1896. Heft 38.

Guignard, L., Développement et constitution des anthérozoides des Fucacées. Journ. de Micrographie 1889. **13.** p. 183.

—— Développement et constitution des anthérozoides. Revue générale de botanique 1889. **1.**

Hansteen, B., Studien z. Anatomie u. Physiologie der Fucoideen. Pringsh. Jahrb. 1893. **24.**

Harvey, W. H., Phycologia australica. 1858—63.

—— Phycologia britannica, London 1846.

Hick, Th., Protoplasmatic continuity in the Fucaceae. Journ. of bot. 1885. **255.** p. 97.

Holtz, F. L., Observations on Pelvetia. Minnesota bot. Studies. 1903. 3. ser. **1.** p. 23.

Hooker, J. D., Fl. Novae Zelandiae. London 1853.

Kny, L., Das Scheitelwachstum einiger Fucaceen. Bot. Ztg. 1875. **33.** p. 450.

Kützing, Tabulae Phycologicae Bd. 10—11. Nordhausen 1860—61.

Kuntze, O., Sargassum und die Sargassosee.

Magnus, P. gibt Notizen über Scheitelwachstum u. Verzweigung der Fucaceen in d. Sitz-Ber. d. Ges. naturf. Freunde z. Berlin 1872. Bot. Ztg. 1872. **32.** p. 720.

Meyen, F. J., Reise um die Erde usw. 1834/35.

Mitchell, M. O., Notheia anomala Bail et Harv. Murray's Phycological Memoirs. Part. 2, No. 7. 1893.

Mollet, On the structure of Hormosira Billardieri. Transact. and Proc. of New-Zealand Instit. 1880. **13.**

Murray, G., Notes on the Morphology of the Fucaceae. Murray's Phycol. Memoirs 1893. P. 2. p. 29.

Oltmanns, F., Beiträge z. Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica 1889. Heft 14.

Pierce, G., Extension of the gametes in Fucus. Torreya. 1902. **2.** p. 134. Ref. Bot. Centralbl. **90.** p. 431.

Postels, A. et Ruprecht, F. J., Illustrationes algarum Oceani pacifici imprimis septentrionalis. 1840.

Reinke, J., Beitr. z. Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. 1876. **10.** p. 317.

—— Üb. Fucus vesiculosus. Bot. Ztg. 1875. **33.**

Rosenvinge, R., Undersøgelser over ydre faktorers indflydelse paa organdannelser hos planterne. 1888.

Rostafinski. Beitr. z. Kenntnis der Tange. Heft 1. Leipzig 1876.

SMITH LORRAIN, A., Coccophora Langsdorfii Grev. MURRAY's Phycological Memoirs.
—— Seirococcus axillaris Grev. MURRAY's Phycological Memoirs.
STRASBURGER, E., Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 351.
THURET, G., Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies des observations sur les anthéridies des Algues. Ann. d. sc. nat. Sér. 4, T. **2** u. **3.** 1854—55.
THURET et BORNET, Etudes phycologiques 1878.
TONI, DE, Sylloge algarum etc. III. Fucoideae. Patavii 1895.
—— Systemat. Übersicht der bisher bekannten Gattungen der echten Fucoideen. Flora 1891. Heft 2.
VALIANTE, R., Le Cystoseirae del golfo di Napoli. Fauna u. Flora usw. 1883. **7.**
WHITTING, F. G., Sarcophycus potatorum Kütz. MURRAY's Phycological Memoirs.
WILLE, N., Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. Sv. Vetensk. Akad. Handlingar 1885. **21.**
—— Siebhyphen bei den Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3.** p. 29.
—— Om Fucaceernes Blaerer, Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handl. **14.** Afd. 3. 1889.
WILLIAMS, J. LL., New Fucus Hybrids. Ann. of Bot. 1899. **13.** p. 187.
WINKLER, H., Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von Cystosira barbata. Ber. d. d. bot. Ges. **18.** p. 297—306.
WOODWORTH, W. M., The apical cell of Fucus. Ann. of bot. 1887/88. **1.** p. 203.

Bangiales.

Die Bangiales mit der einzigen Familie der Bangiaceen werden vielfach zu den Florideen gerechnet; deshalb bringe ich sie auch an dieser Stelle gleichsam als Vorläufer für die letzteren. Völlig überzeugt bin ich freilich nicht, daß der gewählte Platz der richtige ist.

Bangiaceae.

Die Familie wird gebildet durch die sehr einfach gebauten Gattungen Bangia, Porphyra und Erythrotrichia, denen sich event. noch einige andere anreihen. Bangia erinnert an Gomontia unter den Prasioleen (S. 209). Porphyra repetiert eine Ulva und Erythrotrichia etwa die Ectocarpee Pogotrichum.

Die Pflanzen leben mit Vorliebe in der litoralen Region und Bangia atropurpurea kommt z. B. bei Neapel auf Felsen usw. vor, die zeitweilig von Wasser entblößt sind. Porphyra gedeiht dort ähnlich und wächst auch überall in der Fucaceenregion des Nordens; sie spannt nicht selten ihre dunkel-blauroten Lappen bei Ebbe über den bloßliegenden Fucus-Arten aus.

Manche Bangiaceen dringen in brackiges Wasser vor; z. B. wächst Bangia pumila Aresch. nach DARBISHIRE auch in den sehr salzarmen Teilen der Ostsee und B. atropurpurea Ag. ist sogar in Bäche und Flüsse Europas und Amerikas emporgestiegen.

Die Familie ist in allen Meeren vertreten, doch werden wohl die gemäßigten Zonen vor den Tropen bevorzugt.

Die Beobachtungen von THURET, BORNET, JANCZEWSKI, REINKE, RISCHAWI u. a. haben zwar den Aufbau der Thallome klar gelegt, allein jene Autoren erkannten die Fortpflanzungsmodalitäten nicht vollständig und nicht richtig. In dieser Beziehung ist erst durch BERTHOLD volle Klarheit geschaffen, spätere Autoren, z. B. JOFFÉ, DARBISHIRE, KJELLMAN und HUS haben seine Angaben bestätigt und in mancher Beziehung (besonders floristisch) erweitert.

Der Thallus von Bangia ist ein unverzweigter, aufrechter Faden, welcher, im Jugendstadium aus einer Zellreihe zusammengesetzt, sich einfach mit der verbreiterten Basalzelle nach dem Muster von Ulothrix festgeheftet. Später bilden die unteren Zellen Hyphen, die, am Faden abwärts wachsend, für weitere Befestigung am Substrat sorgen. Das freie Ende des Thallus verlängert sich anfänglich durch interkalare Querteilungen der Gliederzellen, später aber treten in diesen allen sukzessive ziemlich zahlreiche Längswände auf, welche sämtlich radiär gestellt sind. Daraus folgt dann, daß alle auf diesem Wege entstandenen Zellen Keilform haben, wie ein Querschnitt (Fig. 320, *1*) ohne weiteres ergibt. *Vegetationsorgane.*

Auch Porphyra entwickelt anfänglich einen monosiphonen Faden wie Bangia; die Basis bleibt gerundet und bildet durch äußerlich verlaufende Hyphen eine oft recht feste Haftscheibe; die Spitze aber wird durch entsprechende Teilungen in eine breite, oft mehr als handgroße Fläche zerlegt, welche bei manchen Spezies einschichtig bleibt, bei anderen aber in eine doppelte Zelllage zerfällt.

Erythrotrichia bildet eine kleine Sohle wie so viele Ectocarpeen oder Chaetophoreen. Aus ihr erheben sich unverzweigte Fäden, welche einreihig bleiben können, nicht selten aber durch Längsteilungen in ihren oberen Regionen auf dem Querschnitt mehrzellig werden (Fig. 320, *2*, *3*, 321).

Bei Erythropeltis ist der ganze Thallus auf eine mäßig große Scheibe reduziert, welche einer Sohle durchaus entspricht.

Zellenbau. Die Zellen der Bangiaceen sind besonders charakterisiert durch das Chromatophor, welches von einem Zentrum nach allen Richtungen hin Strahlen entsendet. Letztere verbreitern ihre Enden in der peripheren Plasmaschicht zu Scheiben oder Bändern.

Der Zellkern liegt nach Darbishire bei Bangia pumila nahe an der Zellwand, also seitlich; dasselbe fand Ed. Gruber bei anderen Bangia-Arten. Danach dürften die Angaben von Schmitz u. a., wonach der Kern im Zentrum des Sternchromatophors liege, auf einer Verwechselung mit dem Pyrenoid beruhen.

Die Färbung ist eine sehr wechselnde: schwärzlich, blaurot, violett bis gelb. Die ersteren Färbungen treten im Schatten, die letzteren bei intensiver Besonnung auf. Daß verschiedene rote und blaue Farbstoffe in wechselnder Menge das Chlorophyll verdecken, wird im Kapitel Chromatophoren eingehender besprochen werden.

Besonnung schädigt die Pflanzen ebensowenig wie das Austrocknen, falls es nicht übermäßig lange andauert. Die hieraus ersichtliche Widerstandsfähigkeit gibt sich auch weiter darin zu erkennen, daß Behandlung mit konz. Glyzerin, ja mit Alkohol absolut. nach Berthold weitgehend ertragen wird.

Die Zellmembran erscheint an den normalen Individuen dünn. Beim Eintrocknen aber, sowie bei Reagenzbehandlung quellen die inneren Schichten stark auf, während außen eine resistente Cuticula sichtbar wird, wie Berthold das schildert.

Monosporen. Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch unbewegliche Sporen (Monosporen). Bei Bangia und Porphyra kündigt sich die Bildung derselben an durch Vermehrung des Inhaltes, event. auch durch Häufung von Reservestoffen in gewissen Zellen. Letztere teilen sich bei Porphyra ein- oder meist zweimal durch feste, miteinander gekreuzte Wände; der Thallus bleibt dabei zweischichtig. Bei Bangia treten einige radiäre Wände zu den alten hinzu, auch hier also erfährt der Thallusbau keine nennenswerte Modifikation. Nach Vollzug der erwähnten Teilungen schlüpft der Zellinhalt durch eine wohlumschriebene Öffnung in der Wand aus und stellt nunmehr eine gerundete Monospore dar.

Da die Entleerung der letzteren an der Spitze resp. dem Rande der Pflanzen beginnt und gegen die Basis vorschreitet, bleiben schließlich nur die untersten Regionen der Pflänzchen übrig. Die Monosporen der Erythrotrichien entstehen ein wenig anders, hier sammelt sich in einer und zwar meist in der oberen äußeren Ecke der Zellen (Fig. 321, *1*) reichlich Plasma und wird dann durch eine schräg gestellte, einwärts gebogene Wand abgeschnitten. Der Inhalt der so gebildeten kleineren Zelle schlüpft später durch eine Öffnung aus (Fig. 321, *1*).

Die Wand der größeren, inhaltsarmen Zelle legt sich gegen die letztere und damit ist der ganze Raum der ursprünglichen Zelle wieder ausgefüllt. In ihr kann sich dann die Sporenbildung mehrfach wiederholen.

Die Monosporen der Porphyra und Bangia-Arten sind abgerundet, wie wir sahen, wenn sie aus der Mutterzelle austreten; in Berührung mit dem Boden aber zeigen sie amöboide Bewegungen, welche bis zu 48 Stunden

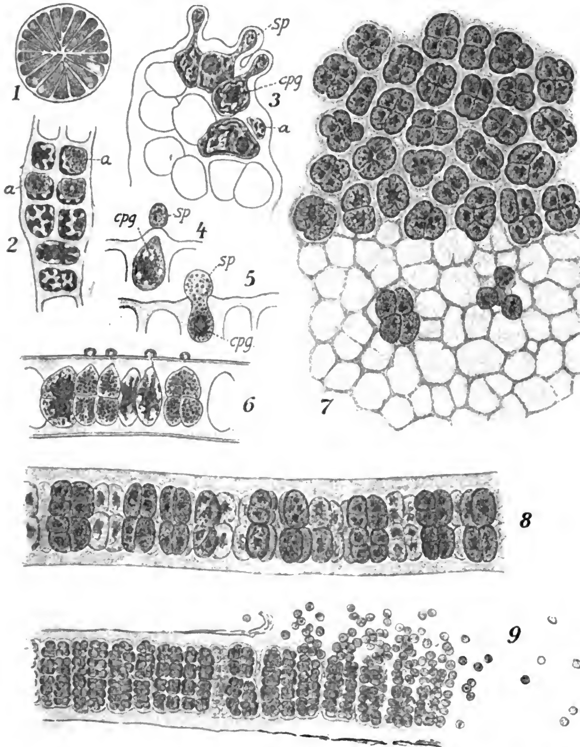


Fig. 320 n. THURET, BERTHOLD u. REINKE. *1 Bangia atropurpurea.* Querschnitt des Thallus. *2 Erythrotrichia obscura* mit Antheridien (*a*). *3* dies. mit Karpogonen (*cpg*), welche durch Spermatien (*sp*) befruchtet sind. *4* dies.; Karpogon (*cpg*) mit anhaftendem Spermatium (*sp*). *5* dies. im Moment der Befruchtung. *6 Porphyra leucosticta;* befruchtete und unbefruchtete Karpogone. *7, 8 Porphyra laciniata;* reife Karposporen von der Fläche des Thallus resp. im Querschnitt desselben. *9* dies. mit Antheridien.

andauern können. Wie weit mit diesen ein ausgiebiger Ortswechsel verbunden ist, übersehe ich nicht ganz. Die Monosporen der Erythrotrichien sind nicht amöboid, wohl aber führen auch sie Bewegungen, — oft ruckweise — aus, welche BERTHOLD mit denjenigen der Diatomeen vergleicht. Das bewegende Organ ist aber nicht klar.

Die Zellchen reagieren auf Beleuchtung durch Bewegungen.

Sexualität. Für die sexuelle Fortpflanzung werden Spermatien und Eizellen entwickelt.

Die Spermatien entstehen bei Bangia und Porphyra durch wiederholte Teilungen von zahlreichen Thalluszellen. Die Teilung setzt mit einer Wand ein, welche der Thallusoberfläche parallel geht, dann folgen weitere senkrecht zu ihr und zu einander, bis im Maximum 64 Zellchen aus einer Mutterzelle entstanden sind (Fig. 320, *9*). In ihnen treten die Chromatophoren vollständig zurück. Endlich werden die Wände sämtlicher beteiligten Zellen aufgelöst und die Spermatien gelangen als völlig nackte Zellchen ins Wasser (Fig. 320, *9*). Auch hier wird die ganze Pflanze bis auf die basalen Zellen zur Spermatienbildung verbraucht.

Bei Erythrotrichia entspricht die Entstehung der Spermatien völlig derjenigen der Monosporen (Fig. 320, *2*).

Die Oogonien (Prokarpien) sind nichts anderes als etwas vergrößerte Thalluszellen, von denen sie sich im übrigen inhaltlich kaum unterscheiden. Nur zeigen sie Neigung, sich über die Thallusoberfläche auszudehnen resp. kleine papillenartige Fortsätze (Fig. 320, *4*) zu bilden. Doch ist das nicht immer der Fall.

An die Außenmembran dieser weiblichen Zellen gelangen nun die Spermatien allein mit Hilfe der Meeresströmungen, soweit man die Dinge kennt. Sie haften dort fest und umgeben sich mit Membran. Alsdann wird zwischen der weiblichen und männlichen Zelle durch partielle Auflösung der zwischenliegenden Membranen eine mehr oder weniger breite kanalartige Kommunikation hergestellt (Fig. 320, 5). Der Inhalt des Spermatiums wandert in die Eizelle hinüber und damit wird die Befruchtung vollzogen (Fig. 320, *3*, *6*). Dieser Prozeß verläuft bei allen Gattungen gleich.

Nach der Befruchtung schwillt die Zygote (Oospore) von Erythrotrichia ein wenig an, dann verläßt der plasmatische Inhalt die Membran als nackte Zelle. Bei Bangia und Porphyra zerfällt die Zygote gewöhnlich in acht (seltener weniger) Zellen mit festen Wänden (Fig. 320, *6*, *7*, *8*). Der Inhalt dieser letzteren, den wir Karpospore nennen (JANCZEWSKI sprach von Oktoporen), tritt nackt heraus (Fig. 320, *7*) und ist wie derjenige der Monosporen zu amöboider Bewegung befähigt.

Da besonders bei Porphyra die Zellen des nämlichen Thallusabschnittes zu verschiedener Zeit befruchtet werden, und demnach auch die Karposporen zu verschiedenen Zeiten entlassen, erhält die ganze Pflanze oft ein geschecktes Aussehen.

Die oben geschilderten Monosporen sowohl, als auch die Karposporen keimen nach Sistierung der amöboiden Bewegung und Umhüllung mit Membran sofort aus. Von ersteren ist es sicher, von letzteren wahrscheinlich, daß sie direkt zu neuen Pflanzen werden. Die ersten Keimungsstadien aus den zweierlei Sporen waren in THURET's und BERTHOLD's Kulturen etwas verschieden, doch läßt sich vorläufig nicht erkennen, wie weit Kultureinflüsse eine Rolle dabei spielten.

Jedenfalls ist ein Ruhestadium bei beiden Sporenarten nicht gegeben. Wie so viele Algen, persistieren auch die Bangiaceen in der ungünstigen Jahreszeit durch die basalen Teile, welche das ganze Jahr zu finden sind.

Die Verteilung der ungeschlechtlichen und der Sexualorgane ist nicht überall gleich. Porphyra leucosticta zeigt die verschiedenartigen Organe am gleichen Individuum auf verschiedene Streifen verteilt. Andere Arten resp. Gattungen dagegen lassen in der Regel dreierlei Individuen erkennen, die natürlich nicht immer in gleicher Zahl auftreten, z. B. gibt BERTHOLD an, daß die weiblichen Exemplare der Erythrotrichien nicht häufig sind.

Daß äußere Faktoren die Art der Fortpflanzung beeinflussen, ist nicht erwiesen, immerhin zu vermuten, denn man weiß durch BERTHOLD, daß unter gewissen Bedingungen schon ganz junge Exemplare von Porphyra und kleine Sohlen von Erythrotrichia Monosporen bilden können.

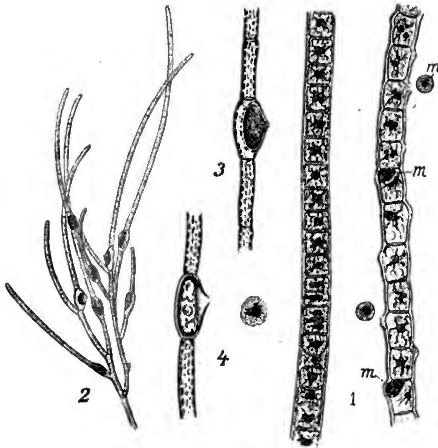


Fig. 321 n. BORNET u. THURET. *1 Erythrotrichia ceramicola* mit Monosporen (*m*). *2 Rhodochaete parvula;* Zweig mit Monosporen. *3* dies.; einzelnes Monosporangium. *4* dies.; entleerte Monospore.

In Ermangelung ausreichender Kenntnisse über deren Fortpflanzung könnte neben den Bangiaceen noch die Gattung Rhodochaete (Fig. 321, *2—4*) Platz finden, die SCHMITZ zur Vertreterin einer eigenen Familie gemacht hat.

Rhodochaete. Die von BORNET und SCHMITZ beschriebene Gattung lebt mit ihrem basalen Teil endophytisch auf anderen Algen. Über die Oberfläche derselben erheben sich nach Art von Cladophoren reich verzweigte Fäden, welche ausschließlich durch Teilung der Endzelle wachsen und sich ebenfalls wie diese Alge verzweigen. Die Zellen haben bandförmig-gelappte Chromatophoren. Bekannt sind nur Monosporen, welche sich im wesentlichen wie diejenigen der Erythrotrichien bilden, indem am Oberende der Fadenzellen eine kleinere durch eine Uhrglaswand abgeschnitten wird.

Von Goniotrichum, Bangiopsis u. a., die SCHMITZ (in ENGLER-PRANTL) erwähnt, glaube ich hier absehen zu sollen, die Gattungen sind zu wenig geklärt.

In der Not reiht der Algolog an die Erythrotrichien für gewöhnlich auch noch die seltsame Gattung Compsopogon, die vorläufig unter den Bangiales den am wenigsten schlechten Platz findet. Trotz der Angaben von MONTAGNE, SCHMITZ, ARCANGELI und THAXTER, von denen die des letzteren wohl die besten sind, weil sie lebendes Material berücksichtigen, fehlt noch viel zur genauen Kenntnis der in fließendem Wasser wärmerer Länder vorkommenden Alge.

Compsopogon.

Dieselbe flutet buschig, etwa wie eine Cladophora, und hat eine blaugrüne bis fast stahlblaue Färbung. Diese verdankt sie einem blauen Farbstoff, der neben dem Chlorophyll in den Farbstoffträgern vorhanden ist, die zahlreich die Einzelzellen bevölkern. Neben diesen findet man nur einen Zellkern.

Der vegetative Aufbau der Fäden erinnert in einigen Punkten an Ceramium (s. unten). Anfangs finden sich verzweigte, monosiphone Fäden, welche sowohl interkalar, als auch an der Spitze wachsen. Später teilen sich die Gliederzellen und bilden durch peri- wie antikline Wände eine anfangs ein-, dann mehrschichtige Rinde, welche im Verhältnis zu dem großzelligen Zentralfaden kleinzellig ist.

Die reich verzweigten Sprosse bilden nach THAXTER Mikro- und Makroaplanosporen. Letztere werden durch ungleiche Teilung aus den peripheren Zellen herausgeschnitten, und in der ganzen Art, wie das geschieht, kann man eine Übereinstimmung mit Erythrotrichia u. a. erblicken. Zu denken gibt freilich die Form der Makroaplanosporen, sie haben an einer Seite eine helle Stelle, die mit einem Empfängnisfleck eine auffallende Ähnlichkeit hat.

Die Mikroaplanosporen stehen in Sori beisammen. Sie zeigen keine Polarisierung wie die Makroaplanosporen.

Literatur.

ARCANGELI, G., Sul Compsopogon Corinaldi e sopra alcune altre piante. Bull. della soc. bot. it. 1898. **7.**

BERTHOLD, Zur Kenntnis d. Siphoneen u. Bangiaceen. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. 1880. **2.** p. 72.

—— Bangiaceen des Golfs von Neapel u. d. angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora d. Golfs. 1882. **8.**

BORNET, Les algues de P. K. A. Shousboe. Mém. soc. sc. nat. et math. de Cherbourg 1892. 3 sér. **28.**

DARBISHIRE, O. V., Über Bangia pumila Aresch., eine endemische Alge der östlichen Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1898.

HUS, H. T., An account of the species of Phorphyra found on the Pacific coast of North America. Proc. Californ. acad. of sc. 3d. ser. **2.** p. 173—240.

JANCZEWSKI, E., Études anatomiques sur les Porphyra et sur les propagules du Sphacelaria cirrhosa. Ann. sc. nat. bot. 1873. 5 sér. **17.** p. 241.

JOFFÉ, R., Observations sur la fécondation des Bangiacées. Bull. soc. bot. de France 1896. **43.** p. 143.

JOHNSON, T., The systematic position of the Bangiaceae. N. Notarisia 1894. p. 636.

KJELLMAN, F. R., Japanske Arter of slägtet Porphyra. Bihang till svenska vet. Akad. Handlingar 1897. **23**[3]. Nr. 4.

MONTAGNE, Cryptogamia guyanensis etc. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3. sér. **14.** p. 283.

REINKE, J., Üb. die Geschlechtspflanzen von Bangia fusco-purpurea Lyngb. Pringsh. Jahrb. **11.** p. 274. Dazu GOEBEL, Botan. Ztg. 1878. **36.** p. 199. REINKE, das. **36.** p. 299.

RISCHAWI, L., Zur Entwickelungsgesch. von Porphyra leucosticta Thur. Schr. d. neuruss. Ges. d. Nf. 1873. **2.** p. 150.

SCHMITZ, Fr., Bangiales in ENGLER-PRANTL.

—— Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.

THAXTER, R., Note on the Structure and Reproduction of Compsopogon. Bot. Gaz. 1900. **29.** p. 259.

THURET, G., Études phycologiques. 1878.

IX. Rhodophyceae.

In diese große Gruppe, die man auch als Florideen bezeichnet, schließe ich, wie schon aus dem vorhergehenden Abschnitt ersichtlich ist, die Bangiales nicht ein; ich folge damit, abweichend von manchen Algologen und Systematikern, der Auffassung von Schmitz, die im allgemeinen Kapitel über Verwandtschaften des näheren begründet werden soll.

Nach Abzug jener Familie verbleibt im Reiche der Florideen noch eine ungeheure Menge von Formen, welche sich in ihrem vegetativen Aufbau ungemein verschieden verhält, in ihrer Fortpflanzungsweise aber doch derart einheitlich ist, daß über die Zugehörigkeit einer Alge zu der großen Familie niemals Zweifel herrschen, sobald man die Sexualität erkannt hat.

Um uns zunächst einmal über den Lebensgang und die charakteristischen Merkmale der Florideen zu orientieren, verfolgen wir hier Aufbau und Fortpflanzung einer der einfachsten unter ihnen, wir wählen naturgemäß Chantransia.

Dieselbe stellt (Fig. 322) ein monosiphones System verzweigter Fäden dar, welches mit einer Sohle dem Substrat aufsitzt, etwa wie ein Stigeoclonium.

An kurzen Seitenästen (Fig. 322, *2*) erzeugt eine solche Pflanze Monosporen als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane. Die Endzelle des Zweigleins schwillt stark auf, häuft Reservesubstanzen an und entläßt schließlich durch einen Riß den ganzen Inhalt. Dieser, die Monospore, stellt eine nackte Zelle dar, welche sich kugelig abrundet und sehr bald zu einer neuen Pflanze heranwächst. Das erste Zeichen der Keimung ist die Umhüllung mit Membran.

Bei anderen Florideen treten an Stelle der Monosporen die Tetrasporen, kurz gesagt, entwickelt ein Behälter (Tetrasporangium) an Stelle einer vier nackte Sporen, welche durch Teilung des Inhaltes gebildet wurden. Sie verhalten sich wie die Monosporen.

Die Geschlechtsorgane der Chantransia entstehen getrennt von den Monosporen auf anderen Individuen. Die männlichen Organe sind Antheridien, d. h. kleine, farblose Zellen, welche in unserem, wie in den meisten Fällen zu größeren Gruppen (Antheridienständen) vereinigt sind (Fig. 322*ast*).

Jedes einzelne Antheridium entläßt seinen Inhalt als Spermatium, welches der Membran und ebenso der Bewegungsorgane entbehrt. Im übrigen gleicht es den Spermatozoiden der grünen und braunen Algen in allem Wesentlichen.

Die weiblichen Organe sind die Karpogone (Fig. 322, *4*, *5*), annähernd flaschenförmige Zellen, welche mit einem langen, farblosen Fortsatz — der Trichogyne — endigen. Der Bauchteil des Karpogoniums enthält Chromatophor und Zellkern, die Trichogyne nur farbloses Protoplasma.

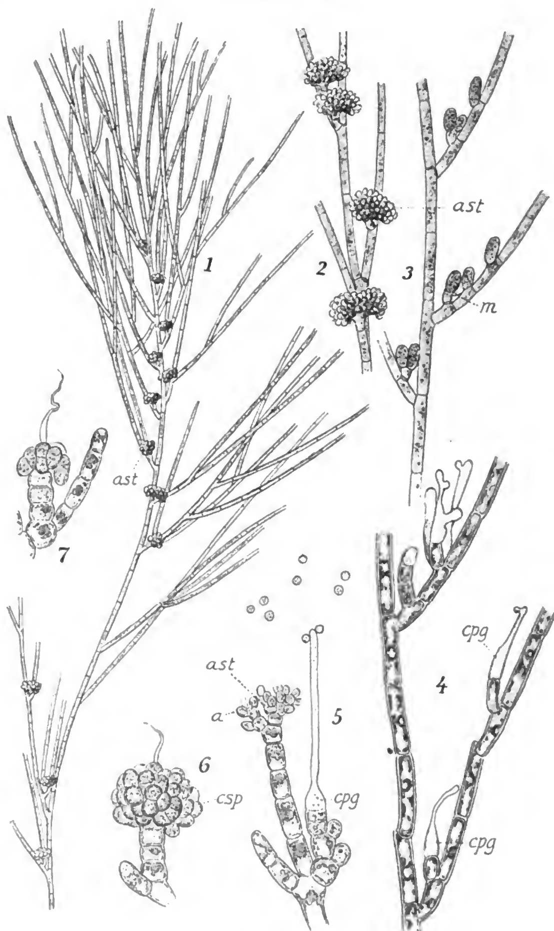


Fig. 322 n. BORNET u. THURET. *1* Zweig von *Chantransia corymbifera* Thur. mit Antheridienständen (*ast*). *2* Stück desselben, stärker vergr. *3* Zweig derselben Alge mit Monosporen (*m*). *4* dass. mit Karpogonen (*cpg*). *5 Nemalion multifidum*, Zweig mit Antheridienstand und Karpogon; letzteres mit Spermatien. *6*, *7* dass.; Entwickelung der Karposporen (*csp*).

An die letztere werden die bewegungslosen Spermatien durch die Wasserströmung getrieben, sie bleiben kleben und vereinigen ihren Inhalt mit dem des Karpogoniums (Fig. 322, *4*, *5*). Nachdem das geschehen, wird die Trichogyne vom Bauchteil des weiblichen Organs durch einen Gallertpfropf abgegliedert, um alsbald zu schrumpfen und abzusterben. Aus dem Bauchteil, den man jetzt als Oospore, auch als Zygote, wenn man will, bezeichnen kann, wachsen Büschel ganz kurzer Fäden hervor (Fig. 322, *4*, *6*, *7*); diese schwellen an ihren Enden in ähnlicher Weise auf wie die Monosporen bildenden Zweige, und sie entlassen schließlich, wie diese, nackte Zellen, die wir als Karposporen zu bezeichnen gewöhnt sind. Die Karposporen keimen alsbald, indem sie sich mit Membran umgeben.

Aus Gründen, die wir später im einzelnen erörtern, nennen wir die relativ großen, fädigen Pflänzchen der Chantransia (z. B. Fig. 322, *1*) und alle ihnen homologen Körper der anderen Gattungen den Gametophyten; dieser ist im Stande, Monosporen (Tetrasporen) oder Antheridien und Karpogone zu erzeugen. Dem gegenüber nennen wir das Produkt der befruchteten Eizelle (der Oospore, Zygote) den Sporophyten; er erzeugt die Karposporen.

Der Sporophyt ist nun zwar bei dem in Fig. 322, *5—7* wiedergegebenen Nemalion und dessen nächsten Verwandten ganz ähnlich gestaltet wie bei Chantransia, bei den meisten Gattungen der Florideen gewinnt er aber eine abweichende Form; er wird bei gewissen Gruppen relativ stark entwickelt, bei anderen dagegen erscheint er erheblich, oft auf eine Zelle, reduziert. Da die angedeuteten Varianten ganz typische sind, hat SCHMITZ in erster Linie nach diesen die Familien und Gattungen der Florideen geordnet. Seinem Beispiel sind mit Recht alle neueren Algologen gefolgt.

In den nach der Form des Sporophyten aufgestellten Gruppen erweisen sich dann auch vielfach die Gametophyten als ähnlich, z. B. bei den Rhodomelaceen, Delesseriaceen usw.; das geht so weit, daß man die erwähnten und auch andere Familien ohne weiteres aus ihren vegetativen Organen diagnostizieren kann. Indes immer trifft das nicht zu, wir kennen ebenso gut Gruppen, in welchen zwar die Sporophyten ähnlich, die Gametophyten recht unähnlich sind, und deshalb wird es schwierig, ja fast unmöglich, die einzelnen Familien der Rhodophyceen in derselben Weise zu behandeln, wie etwa diejenigen der Chlorophyceen. So ziehe ich es denn vor, vergleichend zuerst den Gametophyten, dann den Sporophyten abzuhandeln.

Ehe wir dazu übergehen, erinnere ich an die altbekannte Tatsache, daß die typische Farbe der Rhodophyceen ein schönes Rot ist, bedingt durch Phycoerythrin, welches in den Chromatophoren das Chlorophyll überdeckt. Vielfach in Abhängigkeit von der Außenwelt erscheinen aber andere Nuancierungen, z. B. Violett, Braunrot usw. auf der einen, Blaugrün usw. auf der anderen Seite.

Die Florideen finden sich durch alle Meere aller Zonen verbreitet, und es ist kaum zu sagen, ob sie irgend eine Region bevorzugen. Viele von ihnen sind auf hohen Salzgehalt angewiesen und verschmähen schon salzärmere Meere, andere aber besiedeln auch diese, und manche Florideen sind sogar in das Süßwasser eingewandert. Batrachospermum z. B. bewohnt stehende wie fließende Süßwässer, Lemanea-, Tuomeya-, Chantransia-, Delesseria-Arten leben in kalten, rasch fließenden Bächen usw. Daß solche Formen aus dem Meere ziemlich spät eingewandert sind, soll im allgemeinen Teile des Buches wahrscheinlich gemacht werden; hier sei nur darauf hingewiesen, daß Bostrychia Moritziana durch ihr Vorkommen im Süß- wie im Salzwasser solche Wanderungen plausibel macht.

Durch Agardh, Harvey, Kützing und viele andere haben zwar die Florideen eine systematische Bearbeitung erfahren, allein jene Autoren haben uns über Entwickelungsgeschichte und Fortpflanzung nicht immer hinreichend belehrt. Durch die Arbeiten von Thuret und Bornet, sowie durch Janczewski u. a. wurde zwar eine gute Kenntnis der letzteren angebahnt, doch erst durch Schmitz gewann man, wie schon in den vorhergehenden Zeilen angedeutet wurde, einen vollen Einblick in die komplizierte Entwickelung der Florideenfrüchte. Seinem Verdienste tut es keinen Abbruch, wenn Oltmanns später die doppelte Befruchtung, welche Schmitz annahm, auf einfachere Weise erklärte. Schmitz hat auch die Entwickelungsgeschichte des vegetativen Thallus überall bei seinen Untersuchungen berücksichtigt und für die systematische Anordnung der Gruppen, wenn auch erst in zweiter Linie, verwertet. Vieles was er in dieser wie in anderer Richtung gefunden, ist nicht in größeren Publikationen veröffentlicht, sondern in konzentriertester Form in seiner Florideenbearbeitung bei Engler-Prantl niedergelegt, und so habe ich dieses Werk hier vielfach benutzt. Freilich war es nicht immer leicht, aus ihm das Richtige herauszulesen, denn die an sich schon wenig durchsichtige Schreibweise unseres Algologen hat nicht gerade durch die Redaktionstätigkeit gewonnen, welche Hauptfleisch nach Schmitz's Tode vollziehen mußte.

Teils vor Schmitz, teils gleichzeitig mit ihm haben verschiedene Forscher einzelne Florideenfamilien entwickelungsgeschichtlich studiert und monographisch bearbeitet. Ich nenne Sirodot's Schriften über Batrachospermum und Lemanea, Berthold's Arbeit über die Nemastomaceen, des Grafen Solms Monographie der Corallinaceen und Falkenberg's Buch über die Rhodomelaceen.

Namentlich die letzte Schrift zeigt, was die Entwickelungsgeschichte für die Systematik resp. die Entwirrung eines Chaos von Formen bedeutet, und alle jene Arbeiten machen den Wunsch rege, daß auch die anderen Gruppen, deren Einzelkenntnis zum Teil noch sehr im Argen liegt, eine ähnliche Bearbeitung erfahren mögen.

Aufbau der vegetativen Organe.

Im anatomischen Aufbau der Rhodophyceen lassen sich zwei Typen recht scharf unterscheiden; man kann von einem Zentralfaden- und (im Anschluß an Schmitz, Wille u. a.) von einem Springbrunnentypus reden. Im ersten Fall ist die Grundlage des ganzen Baues gegeben durch einen einzigen monosiphonen Faden, der mit einer Scheitelzelle wächst und durch mannigfach variierende Zweigbildungen das Gerüst für sehr verschiedene Thallome darstellt. Beim zweiten Typus tritt an Stelle der einen Achse eine Mehrzahl von parallel verlaufenden Längsfäden. Sie nehmen die Mitte der Sprosse ein und entsenden nach der Peripherie radiale Äste. Mit Spitzenwachstum begabt, schließen sie am Scheitel zu einem mehr oder weniger dichten Bündel oder Büschel zusammen, das im Längsschnitt springbrunnenartig erscheint.

Die beiden Typen des vegetativen Aufbaues gehen in den Familien der Helminthocladiaceen, Cryptonemiaceen, Gelidiaceen, Rhodophyllideen, Sphaerococcaceen, Rhodymeniaceen usw. ziemlich bunt durcheinander; der

Zentralfadentypus zeigt sich ziemlich rein bei Ceramiaceen, Delesseriaceen und Rhodomeleen, der Springbrunnentypus dagegen herrscht bei Gigartinaceen, Chaetangiaceen usw.

I. Springbrunnentypus.

Über die Wachstumsweise der diesem Typus angehörigen Formen unterrichten uns am leichtesten Vertreter der Helminthocladiaceen, Nemastomaceen usw. Unter den ersteren stellt Nemalion (Fig. 323) gabelige Sprosse von mäßiger Dicke dar, welche durch ihre Weichheit und Beweglichkeit an die Mesogloeen und ähnliche „Schleimalgen" aus der Phaeophyceengruppe erinnern. Helminthora und Helminthocladia sind ganz ähnlich, nur etwas fester, knorpeliger; ihnen allen reihen sich leicht die Nemastomaceen bezüglich der Thallusbeschaffenheit an; Nemastoma (Figur 324), Platoma u. a. bilden relativ weiche, verzweigte Büsche, Grateloupia, Halarachnion usw. sind derber, zum Teil fast lederig und mehr geweihartig in einer Ebene verzweigt. *Nemalieen, Nemastomeen.*

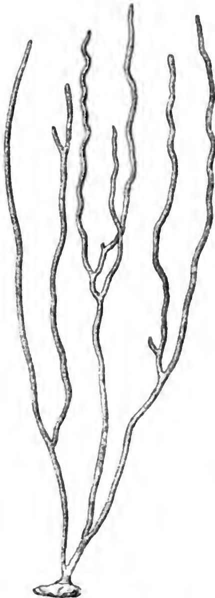


Fig. 323. *Nemalion multifidum.* Orig.

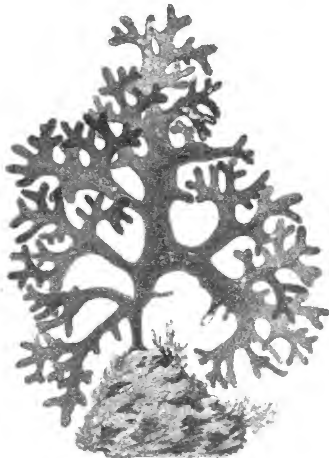


Fig. 324. *Nemastoma cervicornis* n. BERTHOLD.

In den einfachsten Fällen sind die Gewebe einiger der erwähnten Algen so locker, daß ein geringer Druck auf das Deckglas genügt, um sie in den Präparaten sichtbar zu machen, bisweilen bedarf es auch dieses Mittels kaum, und so sieht man z. B. bei Helminthora (Fig. 325, 2) sofort einen

relativ festen Zentralkörper, der aus längslaufenden Zellreihen (Fäden) zusammengesetzt ist; von ihnen stehen in radialer Richtung Fadenbüschel ab, welche nur lose zusammenschließen (Rinde). Der Zentralkörper ist meistens wenig gefärbt, die Rindenfäden aber führen zahlreiche Chromatophoren. Sie entsprechen physiologisch ganz den Assimilatoren, die wir so häufig in der Mesogloeo-Chordarieenreihe unter den Ectocarpaceen zu erwähnen Gelegenheit hatten.

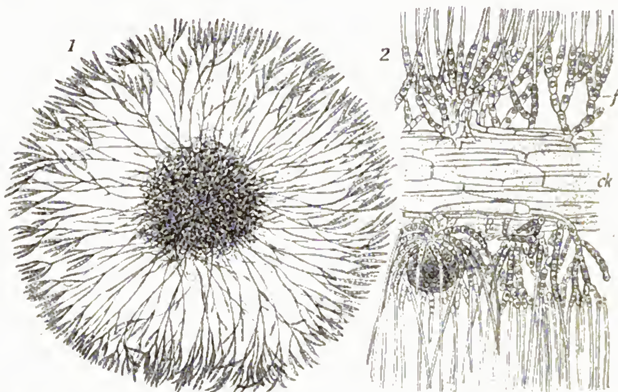


Fig. 325. *1* Querschnitt des Sprosses von *Nemalion*. Orig. Präp. Ed. Gruber. *2 Helminthora divaricata*. Stück eines Sprosses von der Seite gesehen n. Thuret. *ck* Zentralkörper. *f* Rindenfäden.

Solcher Aufbau wird unschwer verständlich, wenn man mit Kuckuck z. B. die Entwickelung von Platoma Bairdii (Fig. 326, *3*) verfolgt. Die Pflanze bildet ziemlich große Sohlen, aus welchen sich dicht gedrängt aufrechte Fäden erheben. Die meisten von diesen zeigen ein begrenztes Wachstum, nur an einer, bisweilen wohl auch an mehreren Stellen der Sohle, beginnt eine Gruppe von vier bis sechs solcher Fäden ein energisches Längenwachstum (Fig. 326, *3*). Dies wird vermittelt durch eine Scheitelzelle. Alle Fäden der Gruppe wachsen annähernd gleich rasch und schließen zum mindesten mit ihren Oberenden dicht zusammen. Gallerte leistet dabei die erforderliche Hilfe.

Die in Rede stehenden Zellreihen stellen die Anlage des Zentralkörpers (vgl. Fig. 325 *ck*) dar, die Rinde entsteht weiter dadurch, daß die Längsfäden auf ihren freien Außenflächen Seitenzweige bilden (Fig. 326, *3*), welche annähernd horizontal fortwachsen. Sie schließen anfänglich nur wenig zusammen (Fig. 326, *2*), erhalten aber später eine dichtere Lagerung, weil sie sich mehrfach verzweigen. Haupt- und Seitenzweige endigen auf gleicher Höhe, und so kommt eine ziemlich glatte Oberfläche der Rinde zustande, die nur von einigen farblosen Haaren überragt wird. Letztere sind nichts anderes als verlängerte Rindenfäden.

Dem Platoma ähnlich verhalten sich auch Nemalion und andere Helminthocladiaceen, wie das u. a. aus den Angaben von CHESTER hervorgeht, ebenso auch nicht wenige Nemastomaceen. Unterschiede in den Vegetationspunkten sind kaum vorhanden, dagegen kann allerdings die spätere Ausbildung der von ihnen abzuleitenden Gewebe etwas verschieden sein.

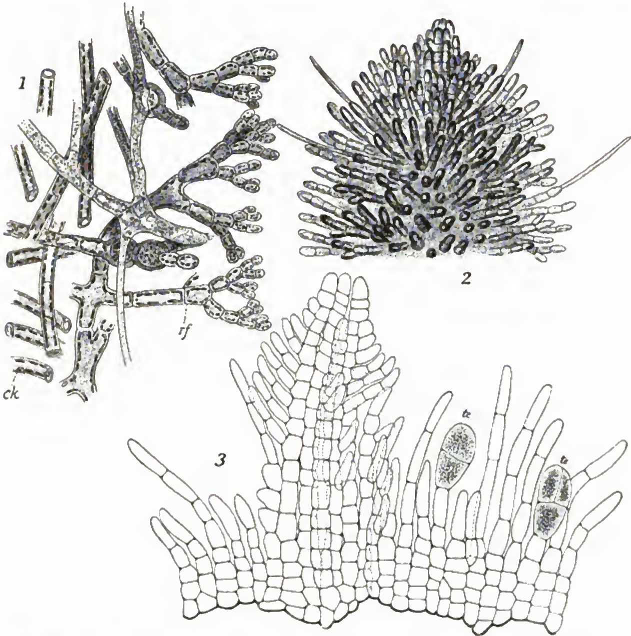


Fig. 326. *1 Gymnophloea dichotoma* n. BERTHOLD; Längsschnitt durch die peripheren Thallusteile. *2 Platoma Bairdii* (Farl.) Kuck. n. KUCKUCK; Spitze eines wachsenden Sprosses. *3* dass.; Sohle mit jungem Sproß. Orig. KUCKUCK. *ck* Zentralkörper. *rf* Rindenfäden. *te* Tetrasporangien.

Ist bei der oben erwähnten Helminthora der Zentralkörper ziemlich fest und derb (Fig. 325, *2*), so erscheint derselbe bei Nemalion relativ zart (Fig. 325, *1*) und bei Gymnophloea, wie auch bei ähnlichen Nemastomaceen, tritt eine erhebliche Lockerung aller Elemente nach BERTHOLD ein (Fig. 326, *1*).

Doch es gibt auch fester gefügte Formen, namentlich unter den Nemastomaceen. Grateloupia, Halymenia, Sebdenia u. a., die wir bereits oben erwähnten, haben nach BERTHOLD u. a. eine Rinde, die zusammenschließt

wie ein parenchymatisches Gewebe (Fig. 327); man kann sogar eine kleinzellige Außen- und eine großzellige Innenrinde unterscheiden. Trotzdem ist es auch hier nicht so schwer, das Ganze als ein System von Zweigen zu entziffern, dessen ältere Astzellen stark geschwollen sind.

Mit der Festigung der Rindenelemente pflegt dann bei solchen Gattungen eine Auflockerung des Zentralkörpers Hand in Hand zu gehen; er stellt oft eine riesige Gallertmasse dar, welche ganz ähnlich wie das Mark der Laminariaceen usw. von einem fädigen Netzwerk durchzogen ist. Daß auch hier die Netzfäden zurückgehen auf Längsfäden, welche getrennt wurden und Querverbindungen erhielten, braucht kaum gesagt zu werden.

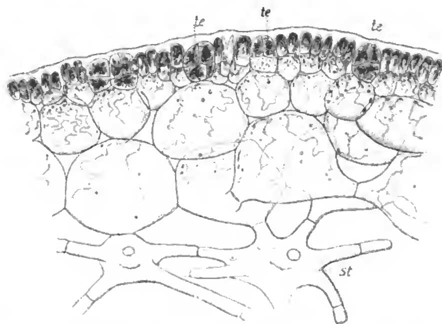


Fig. 327. *Halymenia dichotoma.* Orig. Kuckuck. Querschnitt der Rinde. *te* Tetrasporangien. *st* Sternzellen.

Das Auseinanderweichen der Zellen bedingt bei den Nemastomaceen häufig die Entstehung sternförmiger Elemente (Fig. 327) an der Grenze von Zentralkörper und Rinde. Die primären Sternstrahlen werden aber nach Berthold noch durch sekundäre vermehrt. Der Körper der Sternzelle entsendet nämlich Fortsätze, welche mit denen benachbarter Zellen in Verbindung treten durch Fusionierung oder einfache Ansaugung wie bei Microdictyon?).

Die Fortsätze kann man wohl als kurze Hyphen betrachten, längere Gebilde dieser Art, welche auch in der Innenrinde entstehen, können den Thallus quer durchwachsen und mit Rindenzellen auf der entgegengesetzten Thallusseite verkettet werden. Daneben kommen bei Halarachnion nach Berthold etwas dünnere Hyphen vor, welche im Zentralkörper entstehen, sich an der Spitze sternförmig verzweigen und ihre Zweiglein wieder mit anderen Zellen gleicher Art verknüpfen. Die Sache kann danach ziemlich bunt werden.

Das Gesagte gilt zunächst von den Nemastomaceen, doch kommen auch bei den Helminthocladiaceen (Nemalion u. a.) solche querlaufenden Hyphen vor. Dieselben können sogar zwischen die radiären Rindenfäden eindringen und sich dann an ihrer Spitze zu farbigen, verzweigten Zellreihen

umgestalten, die den primären Rindenelementen völlig gleichen. In welchem Prozentsatz solche sekundären Gebilde sich im normalen Verlaufe der Ereignisse am Aufbau der Rinde beteiligen, übersehe ich nach den vorliegenden Angaben nicht ganz; betont wird aber stets, daß sie bei Verwundungen eine erhebliche Rolle spielen, indem sie gleichsam in die Bresche treten. Das trifft auch für die „Querhyphen" der Nemastomaceen zu.

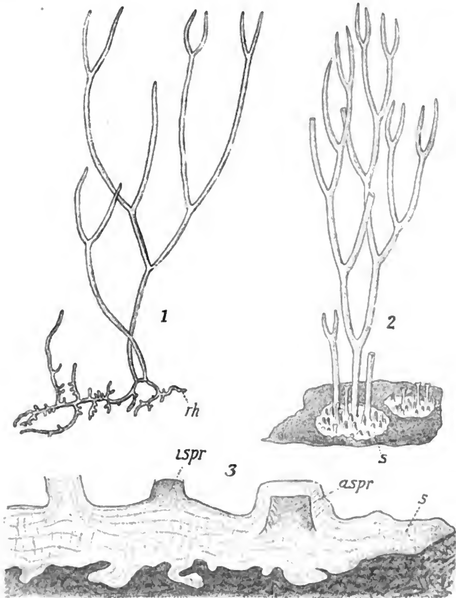


Fig. 328 n. KÜTZING u. DARBISHIRE. *1 Furcellaria fastigiata*. *rh* Rhizom. *2 Polyides rotundus*. *s* Sohle. *3 Phyllophora Brodiaei;* Sohle mit überwallten alten (*aspr*) und wachsenden jungen (*ispr*) Sprossen.

Fraglich mag bleiben, ob die soeben besprochenen Gebilde den Namen Hyphen wirklich verdienen. Ich glaube das nach ihrer Entstehung schon; freilich haben sie eine ganz andere Funktion als die Verstärkungshyphen, welche bei allen besprochenen Formen an der Basis der Pflanzen gebildet werden und dann, in bekannter Weise abwärts wachsend, die Befestigung am Substrat herbeiführen oder verstärken.

Die Hyphen der ersten Art kann man auf der einen Seite mit den farbigen Hyphen der Chorda (Fig. 225), auf der anderen mit den ein-

geschobenen Schläuchen der Codien in Parallele bringen. Besonders der letzte Vergleich scheint mir nahe zu liegen.

Die zuletzt beschriebenen Formen sind, wie erwähnt, schon relativ derb, sie leiten zu den fest-knorpeligen Rottangen hinüber, die ungemein häufig in verschiedenen Familien zur Beobachtung kommen. Als Typen solcher Algen mögen Furcellaria und Polyides dienen (Fig. 328). Der gabelige Habitus derselben erinnert an Nemalion, doch sind die Sprosse nicht etwa beweglich, sondern borstenförmig starr. Schon aus den Abbildungen und Angaben KÜTZING's, welche durch MAGNUS, KNY, REINKE, WILLE bestätigt wurden, geht hervor, daß die Zellen am Scheitel dieser Pflanze die Anordnung aufweisen, welche ED. GRUBER's Fig. 329 wiedergibt. Die Einzelzellen stehen hier überall untereinander in festem Gewebeverband wie das Parenchym höherer Pflanzen, und in diesem Sinn ist die Sache auch meistens aufgefaßt worden. Trotzdem läßt sich, wie SCHMITZ stets betont hat, zeigen, daß die Zellen nicht genau so wachsen wie ein Parenchym in den oberen Regionen des Pflanzenreiches, sondern daß auch hier Fadensysteme vorliegen wie bei Helminthocladien und Nemastomeen. Der Unterschied ist nur dieser: die Fäden sind am Scheitel zahlreicher geworden, und außerdem ist die verbindende Gallerte zu einer festen, aber dünnen Lamelle komprimiert, die fast Mittellamellen gleicht. Die Gallerte ist aber noch quellbar, und in Glyzerin z. B. entstehen Bilder, wie das in Fig. 329, *1* wiedergegebene, welches mir die vorgetragene Auffassung deutlich zu bestätigen scheint.

Furcellaria, Polyides u. a.

Während bei Platoma u. a. die Enden der Längsfäden alles überragen, (Fig. 326), stehen sie hier mit ihren Seitenästen ungefähr auf gleicher Höhe; daraus, wie aus der vermehrten Zahl ergibt sich dann das schon erwähnte springbrunnenartige Aussehen, das sich übrigens bei ähnlich wachsenden Flechtenthallomen usw. wiederfindet.

Die Zusammendrängung der zentralen Längsfäden mit ihren jüngsten Zweigen zu einem gerundeten Scheitel hat dann auch einen gegen Platoma etwas veränderten Verzweigungsmodus der ersteren zur Folge, den man wohl am besten als subdichotom bezeichnet.

Aus Fig. 329, *3*, *4* ergibt sich, daß die Endzelle eines Längsfadens zunächst durch eine schräge uhrglasförmige Wand (Zelle *1*) zerlegt wird und dann eine zweite Wand bildet (Zelle *2*), die zur ersten ungefähr senkrecht steht. Nach KNY ist die Zelle *1* der Achse des Sprosses zugekehrt, sie bildet unter Verlängerung und Teilung im allgemeinen die Fortsetzung des Längsfadens, Zelle *2* dagegen liefert einen Ast, der sich neben den relativen Hauptfaden schiebt; er kann mit diesem dauernd parallel wachsen und so den Vegetationspunkt vergrößern. Doch das ist recht selten, im allgemeinen biegen sich die nach auswärts abgegliederten Zweige seitwärts, und in dem Maß als der Sproß sich verlängert, gehen sie in eine horizontale Lage über (Fig. 329, *1*). Dabei findet noch wiederholt eine Subdichotomie statt. Letztere ist, wie leicht ersichtlich, genau so aufzufassen, wie die Vorgänge bei der Verzweigung resp. Haarbildung bei Sphacelarien. Die dort gegebenen „Deutungen" können auch hier Anwendung finden.

Das sich aus einem solchen Scheitelwachstum auf dem Querschnitt ergebende Bild (Fig. 329, *2*) dürfte leicht verständlich sein. Es resultiert in unserem Fall ein relativ dünnfädiger Zentralkörper (*ck*), eine großzellige, hauptsächlich speichernde Innen- (*ir*) und eine kleinzellige, assimilierende Außenrinde (*ar*). Auch quer verlaufende Hyphen (*h* Fig. 329, *2*) wie bei den früher behandelten Gruppen fehlen nicht. Ob diesen und den Längsfäden Leitungsfunktionen zukommen, wie WILLE annimmt, lasse ich dahingestellt.

Die Gebilde sind mit Florideenstärke oft derart vollgestopft, daß eine solche Vermutung nicht sofort einleuchtet.

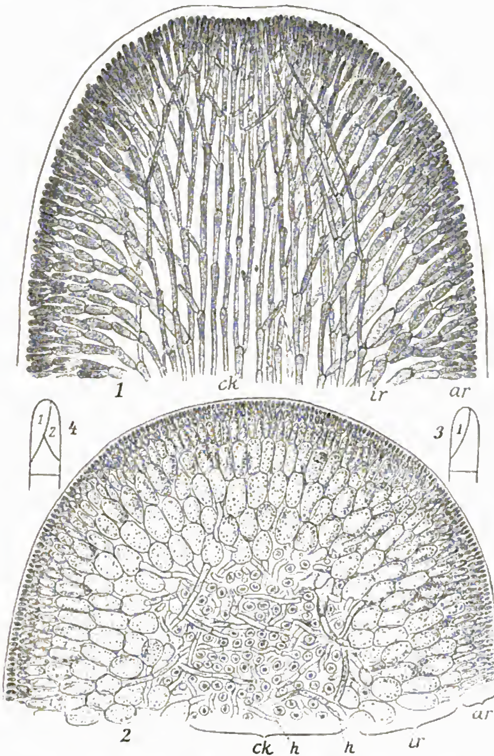


Fig. 329. *1 Furcellaria fastigiata*; Orig. Präp. GRUBER. Längsschnitt durch den Scheitel. *2* dies.; Querschnitt durch den Sproß. *3, 4* Schemata der Zellteilung in der Scheitelzelle eines Längsfadens. *ar* Außen-, *ir* Innenrinde. *ck* Zentralkörper. *h* Hyphen.

Für die als Beispiele ausgewählten Gattungen Furcellaria und Polyides sind Jugendstadien nicht genau bekannt, doch ist aus KÜTZING's Bildern (Fig. 330) ersichtlich, daß prinzipielle Abweichungen von Platoma u. a. nicht gegeben sind. Auch bei diesen Formen erheben sich vertikal aus der Sohle an

scharf umschriebenen Stellen Fadengruppen, die hier aber zahlreicher und von vornherein mehr oder weniger fest verkittet — wenn man will kongenital verwachsen — sind.

Die Verzweigungen der bislang behandelten Nemastomaceen, Helminthocladiaceen, der Furcellaria usw., mögen sie seitliche oder dichotome sein, entstehen immer in derselben Weise, nämlich dadurch, daß in einem Scheitel gewisse seitliche Zentralfadengruppen stärker wachsen als die zwischen ihnen liegenden mittleren. Die Sache verläuft also ganz ähnlich wie bei höheren Pflanzen, speziell die Dichotomien können wohl an die gleichnamigen Erscheinungen bei den Wurzelträgern der Selaginellen erinnern.

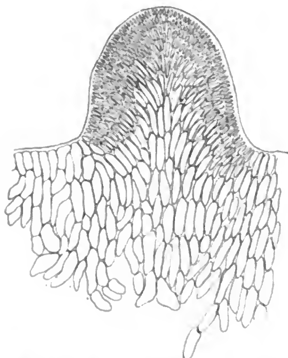


Fig. 330. *Furcellaria fastigiata* n. Kützing. Junger Langtrieb, welcher sich aus der Sohle erhebt.

An Furcellaria u. a. schließen sich nun zahlreiche Vertreter aus den Familien der Gigartinaceen, Rhodophyllidaceen, Sphaerococcaceen und Rhodymeniaceen an. Nägeli, Kny, Wille, Haufe, Darbishire, Olson, Batters, Thuret, Bornet u. a. haben (abgesehen von den Systematikern) über solche Formen berichtet, ohne daß freilich immer eine konsequente Durcharbeitung der Anatomie beabsichtigt gewesen wäre. Eine vergleichende Untersuchung würde vielleicht noch manches herausbringen und auch weiteren Aufschluß über die Funktion der einzelnen Gewebeelemente liefern, mit deren Studium Wille bereits begonnen hat.

Zur Orientierung des Lesers greifen wir nur einiges aus den vorliegenden Daten heraus und diskutieren in Verbindung damit auch die äußere Gestalt einiger Algen aus den erwähnten Familien, soweit sie von derjenigen der Furcellaria abweicht.

Wir schicken noch voraus, daß über den Vegetationspunkt als solchen nicht mehr verhandelt zu werden braucht, denn dieser weicht von dem bereits erwähnten nicht nennenswert ab; nur die fertigen Gewebe variieren etwas.

Gigartineen. Die Gigartineen sind meistens knorpelig-harte, seltener dünn-membranartige Formen. Als Typus der Familie darf man wohl die geweihartig-flachen, gabelig verzweigten Chondrus-, Gigartina- und Phyllophora-Arten betrachten (Fig. 331), sie sind durch Chondr. crispus und Gig. mamillosa jedenfalls am bekanntesten. Von ihnen führen alle Übergänge hinüber zu Formen wie Callymenia (Fig. 332) und Iridaea, fast oder ganz ungeteilten, blattartig-gestielten Formen. Nicht alle Vertreter der Familie sind indes gabelig verzweigt. Z. B. weist Gigartina Teedii eine ziemlich regelmäßige, fast alternierend-zweizeilige Verzweigung auf und ähnliches dürfte für Callophyllis-Arten (Fig. 333) gelten.

Die Formen sind jedenfalls größtenteils perennierend. Bei Beginn einer neuen Vegetationsperiode wachsen dann z. B. bei Phyllophora membranifolia die alten Thallome nach Darbishire direkt weiter, bei Phyllophora Brodiaei aber sprossen nur eng umgrenzte Stellen der alten Triebe aus,

Fig. 331. *Gigartina mamillosa.* Orig.



Fig. 332. *Callymenia reniformis* J. Ag. n. Kützing.

sodaß hier das junge Laub gegen das alte scharf abgesetzt erscheint, in gewissem Sinne ein Seitenstück zur Laminaria. Über andere Formen liegen hinreichende Angaben nicht vor, doch dürften sie sich in mehreren Fällen ähnlich verhalten.

Die erwähnten Gattungen der Gigartinaceen stimmen auch im anatomischen Aufbau der fertigen Gewebe überein und sie gleichen in diesen Vertretern anderer Gruppen z. B. der Gracilaria (Sphaerococcaceen), welche freilich im Habitus ein Mittelding zwischen Nemalion und Furcellaria darstellt (s. Fig. 463).



Fig. 333. *Callophyllis variegata* n. Kützing.

Letztere Gattung erwähne ich, weil wir von Thuret ein hübsches Bild der Struktur besitzen. Ein Längsschnitt des Sprosses (Fig. 334) zeigt eine ziemlich kleinzellige Außen-, eine etwas großzelligere Innenrinde. Der Zentralkörper besteht aus relativ großen Zellen, an welchen besonders auffällt, daß sie nicht oder kaum in die Länge gestreckt sind, und daß sie jeglicher Hyphenbildung entbehren.

Phyllophora (Darbishire), Chondrus, Gigartina verhalten sich nicht wesentlich anders; ein Querschnitt (Fig. 335) demonstriert den ganzen

Zentralkörper als ein gleichmäßig festes Gewebe, umgeben von der ziemlich dicken Rinde, an welcher die radiäre Anordnung der relativ kleinen Zellen leicht in die Augen springt.

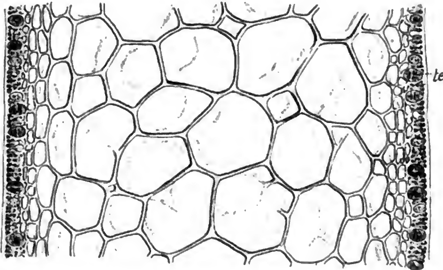


Fig. 334. *Gracilaria confervoides* n. THURET. Längsschnitt des Thallus. *te* Tetrasporen.

Unter den Rhodophyllideen kehren vielfach die Geweih-, Blatt-usw.-Formen wieder, welche wir für die Gigartinaceen beschrieben haben (z. B. bei *Rhodophyllideen.*

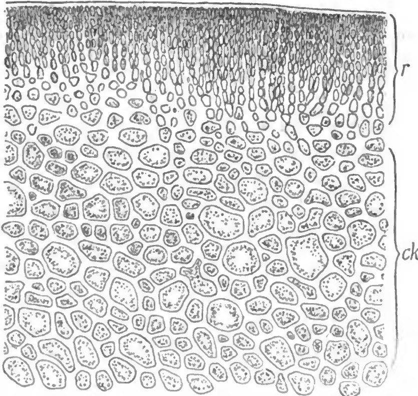


Fig. 335. *Chondrus crispus*. Orig. Präp. GRUBER. Thallusquerschnitt. *r* Rinde. *ck* Zentralkörper.

Flahaultia, Euthora), daneben kommen gerundete Gestalten zum Vorschein und endlich eigenartig einseitig verzweigte wie Solieria (Fig. 336). Ich erwähne sie, weil hier in der anatomischen Struktur dadurch Abweichungen

zum Vorschein kommen, daß der Zentralkörper seine mittleren Zellen voneinander löst. In den so entstehenden Hohlraum wachsen Hyphen ein, welche denselben mehr oder weniger dicht ausfüllen (*h* Fig. 337).

Mittelstufen zwischen den Gigartineen und den eben genannten Algen sind durch Euthora u. a. gegeben, bei welchen nach WILLE relativ kurze Hyphen im Zentrum des Ganzen zwischen die Zentralkörperzellen vordringen und so ein Gewebe erzeugen, in welchem große und kleine Zellen augenfällig nebeneinander gelagert sind.

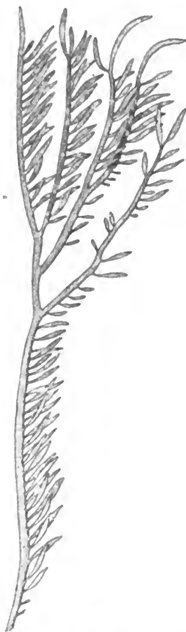


Fig. 336. *Solieria chordalis* n. KÜTZING.

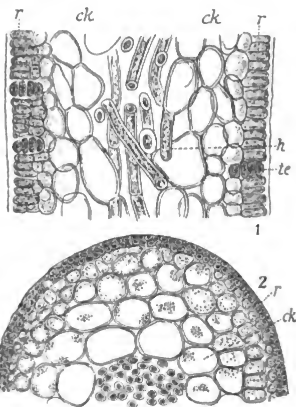


Fig. 337 n. BORNET u. KÜTZING. *1 Flahaultia appendiculata:* Längsschnitt des Thallus. *2 Solieria chordalis;* Querschnitt. *r* Rinde. *ck* Zentralkörper. *h* Hyphen. *te* Tetrasporen.

Chrysymenia. Die Trennung der mittleren Zentralkörperzellen geht dann noch viel weiter bei den Rhodymeniaceen Bindera (Fig. 338) und Chrysymenia (Fig. 339), es entstehen hier auf diesem Wege ganz ähnlich wie bei den Fucaceen große luftführende Hohlräume. Infolge solcher Prozesse erscheinen bei Bindera alle Haupt- und Nebenachsen schlauchförmig hohl (Fig. 338), bei Chrysymenia uvaria dagegen (Fig. 339) bleiben die Achsen niederer Ordnung fest, erst diejenigen höherer Ordnung schwellen blasig auf; es handelt sich um Kurztriebe von spezifischer Ausbildung. An wachsenden Sprossen, deren mehrere aus einer Haftscheibe entspringen, kann man alle Übergänge von den anfangs noch normalen Seitenzweiglein zu den Blasen verfolgen (Fig. 339).

Die von KUCKUCK neuerdings beschriebene Chrysymenia microphysa Hauck erscheint gegen Chr. uvaria reduziert, sie stellt einen recht kleinen unverzweigten, aber stark aufgeblasenen Sproß dar (Fig. 339, *2*), der an seiner Spitze kugelig-birnförmig aufschwillt. Ein ziemlich großer, wenig verzweigter Schlauch liegt uns in Halosaccion vor (s. KJELLMAN).

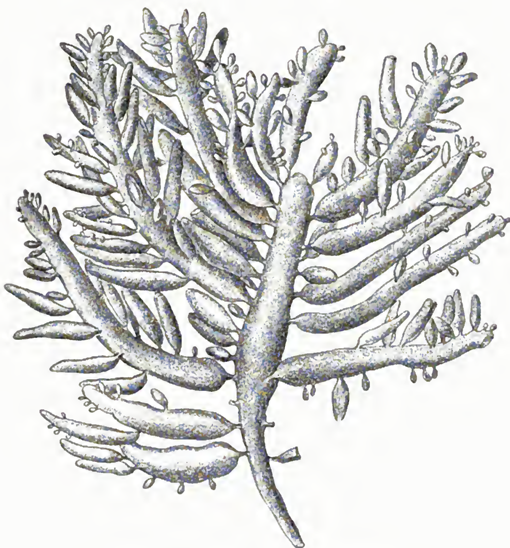


Fig. 338. *Bindera splachnoides* n. KÜTZING.

Die Wandung aller dieser blasigen Sprosse ist recht derb, sie erinnert an Halymenia usw. und zeigt (Fig. 340) die übliche Differenzierung in kleine periphere und große innere Zellen. Hyphen werden nirgends erwähnt, der Hohlraum ist hier demnach weder von letzteren noch von auseinander gezerrten Fäden des Zentralkörpers durchsetzt. Der Bau der festen basalen Stiele gleicht dem von Gracilaria usw.

Sind die Chrysymenien schon eigenartige Gebilde, so ist das noch mehr der Fall bei Acanthopeltis unter den Gelidiaceen und Neurocaulon unter *Acanthopeltis.* den Cryptonemiaceen. Anatomisch bieten sie nichts neues. Sie stellen scheinbar beblätterte Sprosse dar (Fig. 341, *1*), welche sich von einem rhizomähnlichen Gebilde erheben. SCHMITZ konnte nun zeigen, daß die von OKAMURA beschriebene japanische Acanthopeltis ein Sympodium darstellt, das sich aus gestielten Flachsprossen aufbaut. Die junge Pflanze hat man sich vorzustellen als einen blättchenähnlichen Sproß (etwa wie

eine kleine Udotea). Dort wo Stiel und Spreite in einander übergehen, bildet sich ein neuer Vegetationspunkt; die Spreite wird zur Seite (in eine horizontale Lage) gedrängt, die Anlage an ihrer Basis aber wird zu einem neuen gestielten Flachsproß, der nun an der gleichen Stelle wie sein Erzeuger ein weiteres Glied von gleicher Form bildet. So geht die Sache fast endlos weiter. Da die abgeflachten Teile, wie besonders aus Fig. 341, *3*, *4* ersichtlich, abwechselnd nach verschiedenen Richtungen seitwärts gedrängt werden, resultiert tatsächlich eine außerordentliche Ähnlichkeit mit allseitig beblätterten Pflanzen; eine solche wird noch dadurch verstärkt, daß die glatten Stiele der Flachsprosse von den zottig-rauhen Spreiten wesentlich verschieden sind und fernerhin dadurch, daß die flachen Gebilde an älteren Teilen zugrunde gehen und event. gar Narben zurücklassen, während natürlich die gerundeten persistieren. Nach SCHMITZ würde sich Neurocaulon durchaus ähnlich verhalten und wohl auch andere Florideen aus anderen Gruppen. Über die Art, wie die Verzweigung der ganzen Sproßsysteme sich vollzieht, finde ich keine Angaben.

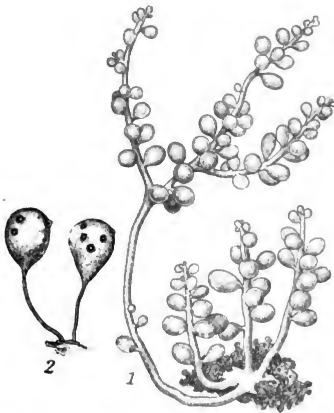


Fig. 339. *1 Chrysymenia uvaria* nat. Größe. Orig. *2 Chrysymenia microphysa*, 4fach vergrößert n. KUCKUCK.

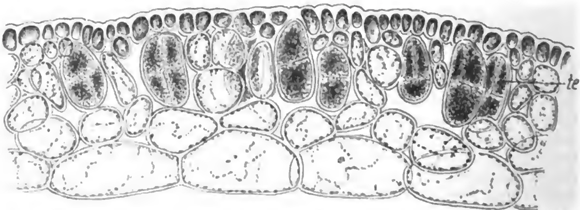


Fig. 340. *Chrysymenia uvaria*. Orig. KUCKUCK. Querschnitt durch die Wandung einer Blase. *te* Tetrasporen.

Constantinea. Ein wenig anders verhält sich nach FREEMAN die Constantinea; speziell C. rosa-marina zog schon am Ende des 18. Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Reisenden (STELLER u. a.) auf sich, welche Kamtschatka besuchten. Später bildeten POSTELS und RUPRECHT sie ab. Eine dichotom ver-

zweigte, etwa federkieldicke Achse trägt in bestimmten Abständen Blattrosetten, welche auf Grund ihrer Rotfärbung mit Blumenkronblättern eine gewisse Ähnlichkeit haben. Die Wachstumsweise ist etwa folgende. Die

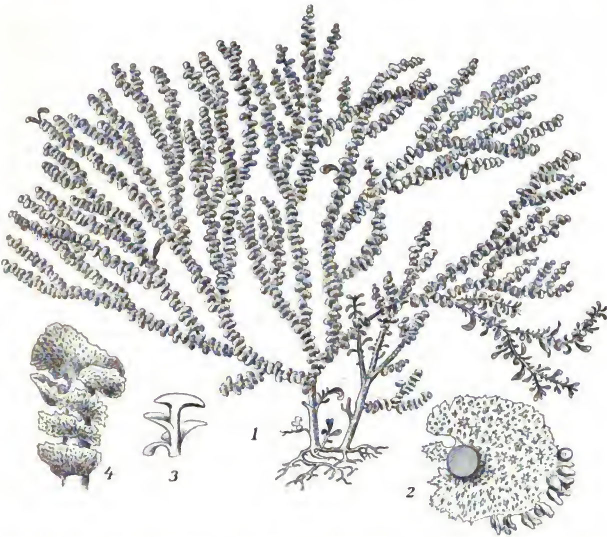


Fig. 341. *Acanthopeltis japonica* n. OKAMURA. *1* Habitusbild der ganzen Pflanze. *2* flacher Sproßteil fruktifizierend. *3, 4* Sproßspitzen (*3* etwas schematisiert).

jungen Sprosse erweitern sich an ihrer Spitze zu einem breit tellerförmigen Körper (Fig. 342); aus der Mitte des Tellers erhebt sich späterhin ein neuer Sproß, welcher anfangs stielartig gerundet ist, dann aber wiederum einen großen Teller bildet. Diese Prozedur wiederholt sich mehrfach. Eine Gabelung der gerundeten Sprosse entsteht dadurch, daß aus der Tellermitte statt einer zwei Prolifikationen hervorgehen. Durch nachträgliches Einreißen werden die Tellerscheiben in mehrere Lappen zerlegt und diese fallen unter Hinterlassung einer Narbe (*n* Fig. 342) ab.

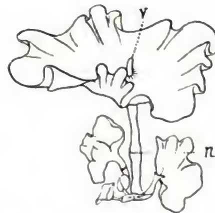


Fig. 342. *Constantinea sitchensis* n. FREEMAN. *v* Vegetationspunkt. *n* Narbe eines abgefallenen Flachsprosses.

Sek. Dickenwachstum.

Eine Anzahl der oben besprochenen Florideen zeigt ein sekundäres Dickenwachstum, das in einiger Beziehung an dasjenige

der Laminarien, Fucaceen usw. erinnert. Jönsson, der die Dinge besonders studierte, nennt Ahnfeltia, Gigartina-Arten, Chrysymenia uvaria, Phyllophora-Arten, Melanthalia, Gracilaria (n. Thuret), Cryptonemia (n. Berthold) usw. Alle diese Formen haben, wie schon oben erwähnt, einen relativ groß- und derbzelligen Zentralkörper und eine kleinzellige Rinde. Die äußersten Zellen der letzteren vermehren sich durch tangentiale Teilungen oft ganz erheblich und so entsteht eine dicke sekundäre Rinde, welche meist ziemlich stark gefärbt ist. Die Rinde weist Schichtungen auf (Fig. 343), welche vielfach, aber durchaus nicht immer (Fig. 343) konzentrisch geordnet sind. Die Schichtungen kommen dadurch zustande, daß in gewissen Zonen die sekundären Rindenzellen englumiger, dickwandiger und dazu etwas abweichend gefärbt sind. Jönsson glaubt, daß die Schichtung zu den Wachstumsperioden der Pflanzen in Beziehung steht, ist aber in Zweifel, ob diese Perioden auch Jahresperioden sind.

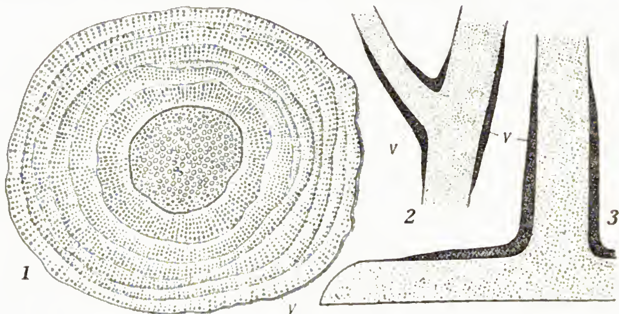


Fig. 343 n. Jönsson u. Darbishire. *1* Querschnitt des Sprosses von *Ahnfeltia plicata*. *2* Längsschnitt eines Haupt- und Seitensprosses von *Phyllophora Brodiaei*. *3* Längsschnitt durch die Sproßbasis von ders. *v* Verdickungsschichten.

Darbishire hat darauf hingewiesen, daß die Verdickungen, speziell bei Phyllophora, nicht gleichmäßig um die ganzen Sprosse angelegt werden; sie entstehen in Form von länglichen, schildförmigen, isolierten Buckeln oder Erhebungen. Als solche treten sie auf am Übergange vom Stiel zu den breiteren Thallusteilen, an den Ansatzstellen der Äste (Fig. 343) usw., ja bei Phyllophora rubens u. a. imitieren sie eine Mittelrippe. Später freilich scheinen mir nach Jönsson's Angaben diese isolierten Schilde durch neue Schichten verbunden resp. überdeckt zu werden.

Darbishire hält die Schichten auf Grund ihres ersten Auftretens für Festigungselemente. Auch Jönsson faßt sie teilweise als solche auf. Vielleicht aber spielen sie doch auch noch eine Rolle als Assimilationsgewebe.

Die in den vorstehenden Zeilen erwähnten Florideen können annähernd als eine Auswahl typischer Vertreter derjenigen Gruppe gelten, welche im Vegetationspunkte zahlreiche Längsfäden aufweist; erschöpft ist damit aber die Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung der hierher gehörigen Formen noch keineswegs,

und wir besprechen nunmehr noch einige Familien, die eine etwas spezifischere Form angenommen haben, ohne damit von den Fundamenten des Aufbaues abzuweichen, die wir oben klarzulegen versuchten.

Die Nemaliee Liagora hat den für jene Gruppe vorgeschriebenen Bau, ist aber ausgezeichnet durch Kalkeinlagerungen, welche die Gallerte der gesamten

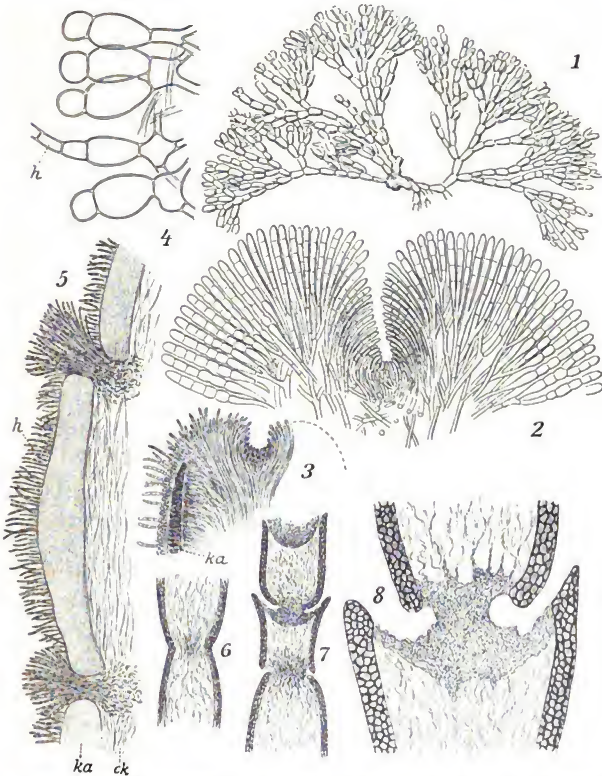


Fig. 344 n. Kjellman u. Askenasy. *1 Galaxaura moniliformis.* Habitusbild. *2 Gal. lapidescens;* Scheitel stark vergr. *3 Gal. fruticulosa;* Scheitel schwach vergr. *4 Gal. ramulosa;* Rindenfäden am Ende aufgeschwollen. *5* dies.; Stück des Längsschnittes durch einige Glieder. *6—8* Gelenkbildung bei *Gal. fragilis.* *ck* Zentralkörper. *ka* verkalkte Rinde. *h* Haare.

Chaetangieen. Rinde durchsetzen. Damit leitet sie hinüber zu den verkalkten Chaetangiaceen, unter welchen Galaxaura durch ASKENASY, dann durch KJELLMAN am besten untersucht ist. Es handelt sich (Fig. 344, *1*) um reich verzweigte Büsche, welche einer kleinen Cymopolia oder Halimeda nicht unähnlich sehen. Sie erinnern an diese Gattungen auch durch regelmäßige Unterbrechungen des Kalkmantels, d. h. durch die Gelenkbildungen, die bei Liagora noch völlig fehlen.

Der Vegetationspunkt der Galaxauren hat zwar die Springbrunnenform, weicht aber insofern ab, als die Enden der wachsenden Zentralfäden in eine mehr oder weniger tiefe Grube versenkt sind; Fig. 344, *2*, *3* ergeben das ohne weiteres, aus ihnen ist auch ohne große Beschreibung ersichtlich, daß die von den ersteren abgegliederten Rindenfäden zunächst ihre Erzeuger übergipfeln und dann erst in eine annähernd horizontale Lage übergehen.

Die Rindenfäden entwickeln viele ihrer Endzellen zu mehr oder weniger stark aufschwellenden Blasen (Fig. 344, *4*), welche in vielen Fällen so dicht aneinander schließen, daß ein Pseudoparenchym entsteht. Von der Fläche gesehen gleichen solche Komplexe dem peripheren Gewebe einer Halimeda ganz bedeutend, und wie dieses sind sie auch zur Assimilation bestimmt. Neben den kurz-keuligen Assimilatoren kommen noch haarartige Fäden (Fig. 344, *4 h*) vor, welche über die normale Rindenschicht weit hinausragen; auch sie dürften in erster Linie assimilieren. Die Anzahl der letztgenannten Fäden ist bei den verschiedenen Gruppen und Arten von Galaxaura sehr verschieden, bald dominieren sie völlig (Fig. 344, *5*), bald treten sie ganz in den Hintergrund. Auch an verschieden alten Sproßabschnitten ist ihre Zahl verschieden.

Die Verkalkung beginnt nahe am Vegetationspunkte (*ka* Fig. 344, *3*). Die Kalkmasse wird in erster Linie zwischen die Rindenfäden eingelagert; die langfädigen Assimilatoren bleiben indes frei (Fig. 344, *5*), und frei bleibt auch der Scheitel der keuligen Rindenzellen, d. h. die äußersten Außenwände der Rinde — ganz wie bei Halimeda u. a.

Die Gelenke entstehen nach KJELLMAN in den verschiedenen Untergruppen etwas verschieden. Im Subgenus Eugalaxaura sind die Sprosse zunächst von einem zusammenhängenden Kalkmantel umgeben, wie bei Liagora; erst nachträglich wird dieser ringförmig eingeknickt (Fig. 344, *6*) und dann aufgerissen (Fig. 344, *7*), dabei können dann noch kleine Veränderungen und Verschiebungen an den Rändern der Kalkglieder entstehen. Außerdem werden die Zentralfäden an der Rißstelle durch Hyphen verstärkt, welche in buntem Gewirr zwischen diesen hindurchwachsen (Fig. 344, *7*, *8*). Die Hyphen dienen aber wohl nicht allein der Festigung, sie entsenden durch den Riß des Kalkmantels radiäre Fäden (Fig. 344, *5*), welche außen als ein Ring von farbigen Haaren sichtbar werden, die wohl assimilatorisch tätig sind. Gelenke von der skizzierten Form entstehen bei dem Subgenus Eugalaxaura immer an den Ursprungsstellen der Äste, d. h. an den Knoten, doch sind solche auch in den Internodien recht häufig.

Letzteres ist kaum oder garnicht der Fall bei der Untergruppe Dichotomaria; hier entstehen aber auch die Gelenke ganz anders, nämlich primär. Die Pflanzen verzweigen sich sehr regelmäßig dichotomisch, die Äste bleiben an ihrer Basis von Jugend auf unverkalkt, während sie in den oberen Regionen verkalken. In diesem Falle besitzen die Gelenke nur zahlreiche Längsfäden, aber keine Rindenelemente. Das stimmt mit Corallina überein; für diese Gattung soll der Vorgang etwas eingehender geschildert werden.

Bezüglich mancher anderer Einzelheiten sei auf KJELLMAN verwiesen.

Scinaia. Die mit unserer Gattung nahe verwandten Dermonema, Scinaia (Fig. 345) u. a. sind zwar nicht verkalkt, haben aber mit Galaxaura viele Ähnlichkeit, z. B. führen sie auch den eingesenkten Scheitel (s. KNY). Die Terminalzellen der

Rindenfäden schließen ebenfalls dicht zusammen (Fig. 345, *2*), sie sind aber völlig farblos und bilden somit ein Gewebe, welches mit der Epidermis höherer Pflanzen eine frappierende Ähnlichkeit hat. Diese oberflächlichen Zellen sind nach BERTHOLD nicht teilungsfähig; vergrößert sich die Rinde, so werden von innen her neue Fäden zwischen die alten eingeschoben und verwandeln dann ihre Endzelle in das farblose Organ.

Die Sprosse von Scinaia, zum Teil auch die von Galaxaura sind hohl; die Fäden des Zentralkörpers nämlich, event. auch diejenigen der inneren Rinde, weichen weit auseinander. Sie durchziehen dann den entstehenden Hohlraum spinngewebsartig, können aber auch einfach zerreißen.

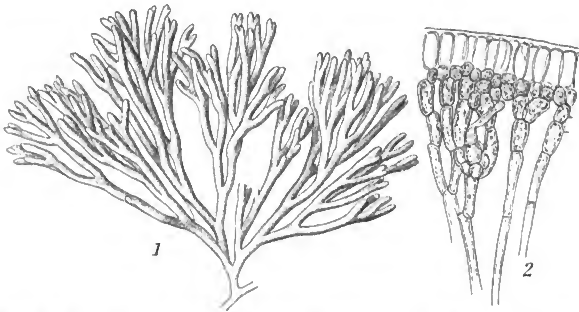


Fig. 345. *Scinaia furcellata.* *1* Habitusbild eines Zweigsystems. Orig. *2* Stück aus der Rinde n. BORNET-THURET.

Mit einigem Zwange kann man unter den Florideen, welche nicht mit Scheitelzelle wachsen, auch die Squamariaceen abhandeln. Sie weichen freilich von den bislang besprochenen Gruppen weit ab, denn sie stellen eine rote Kopie der braunen Ralfsien usw. dar. *Squamariaceen.*

Petrocelis, Cruoria, Rhododermis u. a. schmiegen sich, ohne Rhizoiden zu bilden, dem Substrat fest an, Peyssonnelia (Fig. 346, *1*) dagegen sitzt zwar auch in ihrer Jugend der Unterlage krustig auf, später aber hebt sie sich von dieser ab und treibt außerdem am Rande wie auf der Fläche ihres Thallus ziemlich zahlreiche Lappen (Fig. 346, *1*), sodaß eine erhebliche Ähnlichkeit mit Zanardinia, Cutleria adspersa usw. entsteht.

NÄGELI, THURET (bei LE JOLIS), SCHMITZ, KUCKUCK berichten über den Aufbau der Thallome.

Allen Squamariaceen gemeinsam ist eine ein- oder mehrschichtige Sohle, welche aus jeder ihrer Zellen vielgliederige aufrechte Fäden treibt. Diese sind unverzweigt oder auch gegabelt. Bei Cruoria usw. (Fig. 346, *5*) stehen sie nur in mäßig festem Zusammenhang, bei Peyssonnelia, Rhododermis u. a. schließen sie so dicht aneinander, daß ein völlig festes Gewebe entsteht, und demgemäß bietet ein Schnitt parallel zur Krustenfläche den Anblick eines Parenchyms. Peyssonnelia richtet seine aufrechten Zellreihen mit Vorliebe schräg geneigt nach dem Rande des Thallus (Fig. 346, *4*); sie läßt nach abwärts, im Gegensatze zu

anderen Squamariaceen, Rhizoiden entspringen und entsendet auch solche resp. Hyphen zwischen die unteren Teile der aufgerichteten Fäden.

Die Thalli resp. die Sohlen wachsen mit Randzellen, wie Nägeli besonders für Peyssonnelia geschildert hat. Von der Fläche gesehen, schneidet eine gekrümmte Wand zunächst ein Segment aus der Randzelle heraus (Fig. 346, *3*), alsdann wird die größere Zelle durch eine zweite, etwas gebogene Wand in eine äußere und eine innere zerlegt. Ein Radialschnitt (Fig. 346, *2*) belehrt uns

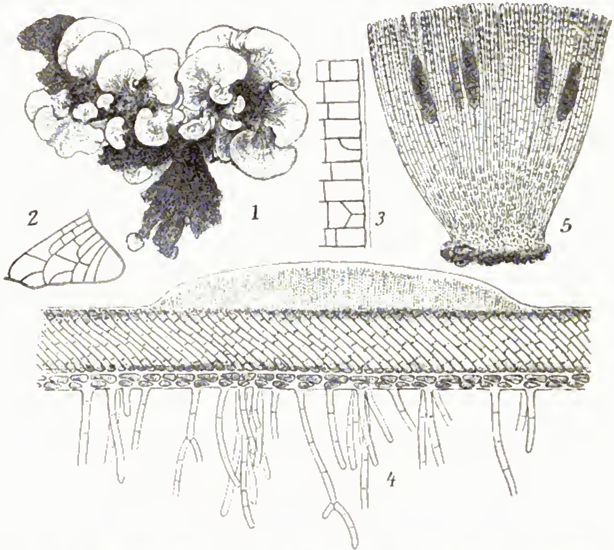


Fig. 346. *1 Peyssonnelia squamaria;* Thallus v. d. Fläche. Orig. *2* dies. im radialen Schnitt n. Nägeli. *3* dies.; Thallusrand von oben n. dems. *4* dies.; Radialschnitt mit männl. Nemathecium n. Bornet. *5 Cruoria pellita;* Längsschnitt n. Bornet.

darüber, daß der Rand einschichtig ist, die von den Randzellen abgegliederten Segmente aber werden bald in eine obere größere und eine untere kleinere Zelle zerlegt; die untere liefert Sohle und Wurzelhaare, aus der oberen gehen nach wiederholten Teilungen die vertikalen resp. schrägen Zellreihen hervor. Auch bei der Entwickelung dieser treten gekrümmte Wände auf.

Schon die letzte Tatsache weist auf nahe Beziehungen zu den Furcellarien, Polyides usw. hin, und wenn man berücksichtigt, daß auch die Fruchtentwickelung der Squamariaceen an jene anklingt (s. unten), so wird man diese Formen kaum anders denn als solche auffassen können, die in ihren Vegetationsorganen auf die Sohle reduziert sind.

Die Corallinaceen kann man in ihren einfacheren Formen wohl mit den Squamariaceen vergleichen, in den höher entwickelten erinnern sie stark an Galaxaura, und das um so mehr, als alle Vertreter unserer Gruppe eine starke Verkalkung fast sämtlicher Wände besitzen. Diesem Umstand ist es zu danken, daß sich manche Formen unverändert bis ins Tertiär zurückverfolgen lassen (s. ROTHPLETZ). *Corallinaceen.*

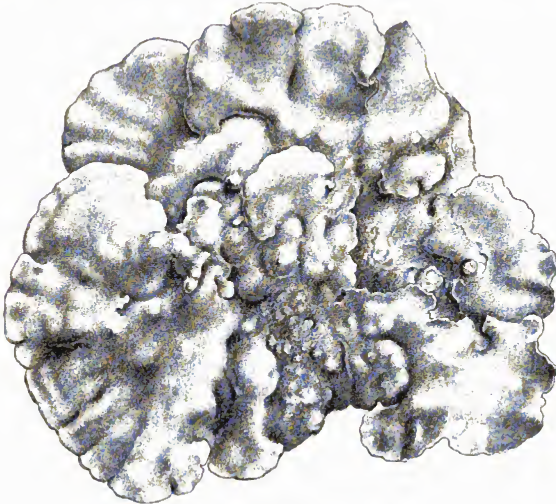


Fig. 347. *Lithophyllum expansum. Orig.*

Manche Gattungen der Corallinaceen (z. B. Corallina, Melobesien, einzelne Lithophyllen) wachsen in unmittelbarer Nähe der Wasseroberfläche; sie bevorzugen meist die Brandung, in welcher sie sich offenbar wohl fühlen und sich zu großen Beständen entwickeln. Andere Formen ziehen die Tiefen vor und häufen sich dort in riesigen Massen auf, weil die abgestorbenen Exemplare wegen ihres Kalkgehaltes nicht zerstört werden. So entstehen die bekannten „Nulliporenbänke“, von denen den meisten Botanikern die Secchen im Golf von Neapel am bekanntesten sein dürften. Auf der Secca di Benta Palummo dominiert Lithothamnion ramulosum Phil., auf der Secca di Chiaja Lithophyllum expansum Phil. (Fig. 347).

Ähnliche Ansammlungen von Lithothamnion glaciale erwähnt KJELLMAN für Spitzbergen, dort bedecken sie in der Musselbai vier bis fünf (englische?) Quadratmeilen.

In tropischen Meeren bieten besonders die Korallenriffe den Corallineen geeignete Orte für die Aufhäufung, und in gewissen Fällen findet durch Kalk eine Verkittung zu Gesteinen statt.

Unsere Kenntnisse über die Corallinaceen stützen sich auf die Arbeiten von Rosanoff, Bornet-Thuret und Graf Solms. Neben älteren Autoren haben neuerdings Foslie und Heydrich in zahlreichen Schriften die etwas verworrene Artunterscheidung mit mehr oder weniger Erfolg behandelt.

Die Färbung unserer Florideen ist eine rosenrote, besonders bei denjenigen, welche man aus größeren Tiefen emporholt, daneben kommen fast weiße, violette usw. Farbentöne vor.

Die Formgestaltung der Corallinaceen ist eine recht mannigfaltige. Sehen wir zunächst einmal von den parasitierenden Arten ab, so hat Melobesia die Form dünner Krusten, welche dem Substrat überall fest aufliegen. Diese überziehen lebende Algen der verschiedensten Art, besonders natürlich die perennierenden Teile derselben (Fig. 349, *1*, *2*); sie kriechen auf festem Gestein hin, auf Scherben und Muschelschalen, kurz, nichts ist vor ihnen sicher; kleine Scheiben und Schalen werden oft ganz eingehüllt.

Auch die Lithophyllen sind krustenförmig, doch liegen die Krusten dem Substrat nicht fest auf, sondern sie stehen frei ab; bald erscheint die ganze Masse relativ glatt und einfach (Fig. 347), bald aber wird sie durch Entwickelung zahlreicher aufrechter Lappen fast gekröseartig.

Junge Lithothamnien sind von Melobesien oft kaum zu unterscheiden, sie inkrustieren wie diese mannigfache Substrate. Später aber erheben sich aus den Krusten derbe korallenartige Auswüchse von mäßiger Länge (Fig. 348).

Da die Krusten mit ihren Auswüchsen lose liegende Muscheln, Gesteins- und Pflanzenfragmente vollständig umwuchern, entstehen passiv bewegliche, mehr oder weniger gerundete Gebilde. Auf solchen siedeln sich dann neue Lithothamnien an (*i* Fig. 348), und so können recht große Knollen zum Vorschein kommen. Werden von diesen abgelöste Stücke wieder umwachsen, so läßt sich aus diesem Vorgange wohl die erhebliche Vermehrung der Lithothamnien an Lagerstätten begreifen, an welchen Strömungen weder die Algen fortführen, noch fremdes Material herbeischaffen.

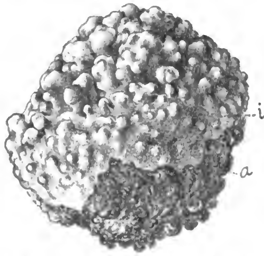


Fig. 348. *Lithothamnion* spec. Orig. Jüngere Kruste (*i*) eine ältere Knolle (*a*) überwuchernd.

Von einer mäßig großen, krustigen Haftscheibe gehen auch die aufrechten Sprosse der Corallina- und Amphiroa-Arten aus. Diese sind aber weit stärker entwickelt als bei Lithothamnion und stellen (Fig. 350, *1*) gabelig, fiederig usw. verzweigte Sprosse dar, welche, wie Galaxaura, mit Gelenken versehen sind. Hier reiht sich auch die nur schwach verkalkte Mastophora an mit aufrechten, flachen, in einer Ebene zerzweigten Ästen.

Die parasitischen Corallinaceen mit fädig aufgelöstem Thallus übergehen wir hier unter Hinweis auf das allgemeine Parasitenkapitel.

Was nun den inneren Bau der soeben äußerlich behandelten Florideen betrifft, so stellen die Melobesien im wesentlichen einschichtige Scheiben mit Randwachstum dar nach dem Muster der Coleochaete scutata (Fig. 349, *3*). Die Zellanordnung entspricht den mehr oder weniger regelmäßigen Umrissen, und Sachs hat bekanntlich Rosanoff'sche Figuren, die ungefähr unserer Fig. 349, *3* entsprechen, benutzt, um daran die Gesetze der Zellanordnung zu demonstrieren.

Die Scheiben sind auch hier kongenital verwachsene Fäden, bei einigen Arten sind sie direkt in solche aufgelöst, z. B. bei Melobesia callithamnioides Falkenbg.,

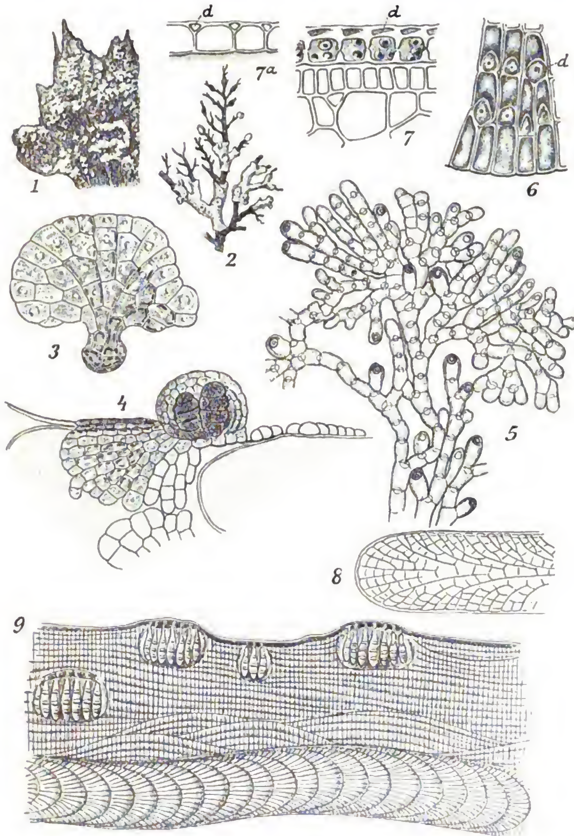


Fig. 349 n. Rosanoff, Kuckuck, Solms u. Orig. *1 Melobesia* auf *Udotea*. *2 Lithophyllum spec.* auf *Gelidium*. *3, 4 Melobesia spec* auf einem Algenfaden. *5 Melobesia callithamnioides* Falk. *6, 7, 7ª* Deckzellen (*d*) von *Melobesia farinosa* resp. *M. rosea*. *8 Lithophyllum Patena;* Radialschnitt des Thallus. *9 Lithothamnion Mülleri;* Thallusquerschnitt.

das freilich nach Solms auch in fester Scheibenform auftritt (Fig. 349, 5). Die Endzellen einzelner im Wachstum zurückbleibender Zweige werden hier wie in manchen anderen Fällen zu Haaren, welche späterhin abbrechen.

Als Besonderheit mögen die kleinen Deckzellen (nach Rosanoff) erwähnt sein. Es sind das Zellchen, welche an der Oberseite des Thallus abgeschnitten werden. Sie bedecken die normalen Elemente partiell oder auch ganz (*d* Fig. 349, *6*, *7*, *a*) und schieben sich häufig zwickelartig zwischen zwei derselben ein; verkalkt sind sie nicht.

Ein Dickenwachstum der Melobesia-Scheiben kann durch Teilungen parallel zur Oberfläche stattfinden, es entstehen dann kurze vertikale Zellreihen.

Mit mehrschichtigen Melobesien hat auch die in ihrer Stellung zweifelhafte Gattung Hildenbrandtia mannigfache Ähnlichkeit. Die Zellwände aber sind nicht verkalkt. Die Hildenbrandtien sind als rote Krusten auf Steinen usw. recht häufig. Eine Art (H. rivularis) gedeiht im Süßwasser.

Die Scheiben der Lithophyllen sind stets mehrschichtig, aber die Zellanordnung ist eine andere als bei Melobesia. Ein radialer Längsschnitt durch eine Scheibe (Fig. 349, *8*) zeigt alsbald, daß der Rand wulstartig ist und die übliche Springbrunnenanordnung aufweist. Man kann wohl von radial (im Sinne der Scheibe) verlaufenden Zentralfäden reden, welche durch pseudodichotome Teilungen Rindenfäden liefern; diese werden späterhin annähernd vertikal gegen die Ober- und Unterseite gestellt. Die beiden Thallusseiten sind insofern verschieden, als Deckzellen nur auf der Oberseite gebildet werden; auch sind häufig die Rindenfäden der Oberseite kürzer als die der Unterseite.

Einige Arten der Gattung Lithothamnion (Lithoth. polymorphum, Mülleri) sind krustenartig wie die Lithophyllen, sie unterscheiden sich aber dadurch, daß auf ihrer Oberseite Verdickungsschichten auftreten, welche sich sukzessive vermehren und dabei die entleerten, älteren Fruchthöhlen einschließen (Rosanoff, Kjellman u. a.) (Fig. 349, *9*). Diese Schichten bestehen aus vertikalen Zellreihen, welche ihren Ursprung in der äußersten, nach oben gekehrten Rindenschicht nehmen. Die korallenartigen Auswüchse anderer Lithothamnien sind weiter nichts als lokale Sprossungen solcher Scheiben, die im Längsschnitt nicht wesentlich anders ausschauen als der in Fig. 349, *8* wiedergegebene Radialschnitt eines Lithophyllum-Thallus.

Die Entstehung der aufrechten Corallina- und Amphiroa-Sprosse aus den basalen Scheiben wird nirgends genau beschrieben, doch ist zweifelhaft, ob sie Besonderheiten bietet.

Stämme und Äste der Corallina besitzen im Scheitel eine Fadenstruktur (wie schon Kny nachwies), welche sich dem Springbrunnentypus unmittelbar anschließt (Fig. 350, *3*), dementsprechend finden wir in älteren Regionen Zentralkörper und Rinde gut entwickelt; letztere ist stark mit Kalkeinlagerungen versehen.

Die Verzweigung von Corallina und Amphiroa erfolgt nach Solms in der Weise, daß am apikalen Ende eines verkalkten Gliedes zwei, drei, ja fünf Höckerchen fast gleichzeitig hervortreten (Fig. 350, *2*). Sind drei oder fünf Anlagen vorhanden, so pflegt die mittlere unter energischem Wachstum die Hauptachse fortzusetzen, die seitlichen werden zu Seitenzweigen, welche nur vereinzelt eine erhebliche Länge erreichen.

Beim Vorhandensein zweier Anlagen können beide gleich stark wachsen und damit Gabelung herbeiführen. Ob man mit Solms im erstbehandelten Falle von Polychotomie reden müsse, mag dahingestellt sein.

Mit der geschilderten Verzweigung ist dann auch die Gelenkbildung eng verknüpft. Die jungen Sproßanlagen bestehen anfänglich nur aus parallel gestellten Längsfäden. Schon nach kurzer Zeit erscheinen die Spitzen derselben relativ plasmareich und dünnwandig, die basalen Teile dagegen inhaltsarm, dafür aber

um so dickwandiger (Fig. 350, *3*). Die Spitzen liefern durch Wachstum und Verzweigung der Zentralfäden das neue Thallusglied mit Zentralkörper und Rinde, die basalen Parallelfäden aber bilden keinerlei Zweige, sie verdicken nur noch ihre Wände und stellen damit mechanische Elemente dar, wie sie für ein Gelenk kaum besser gedacht werden können. Die Kalkglieder sind eben durch zahlreiche dünne Drähte miteinander verkettet (Fig. 350, *4*).

Die Gelenkbildung kann aber auch unabhängig von der Verzweigung erfolgen. Am Scheitel eines Kalkgliedes sproßt dann nur ein einziger Höcker von der beschriebenen Form hervor. Im übrigen ist alles dasselbe wie vorher.

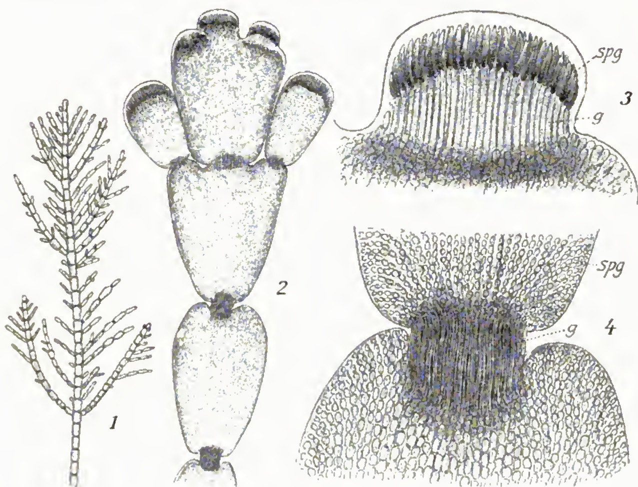


Fig. 350. *Corallina spec.* Orig. Präp. Gruber. *1* Habitusbild eines Zweiges. *2* Spitze eines Sprosses, schwach vergr. *3* dies. stärker vergr. *4* Gelenk. *spg* Sproßglied. *g* Gelenk.

Das Gesagte gilt für Corallina; bei Amphiroa und den aufrechten Korallensprossen von Lithothamnium ist der Scheitel zwar auch aus parallelen Fäden aufgebaut, aber diese tragen noch Deckzellen auf ihrer Spitze. Die teilungsfähige Zelle ist dann diejenige, welche unmittelbar unter den Deckzellen liegt. Sonst sind, besonders bei Amphiroa, kaum wesentliche Abweichungen von Corallina vorhanden.

Bei beiden Gattungen kommen nach Solms noch Adventiväste vor.

Es ist natürlich kaum zu sagen, ob die Melobesien und Lithophyllen primitive oder reduzierte Formen sind. Bei dem ziemlich verwickelten Bau der Früchte wäre ich geneigt, sie von Corallina und Verwandten herzuleiten, nicht umgekehrt diese von jenen. Doch wiederholen sich hier dieselben Zweifel wie bei Coleochaete und vielen anderen.

Chylocladieen. Eine scheinbar etwas isolierte Stellung nehmen die Rhodymeniaceen Champia, Chylocladia und Lomentaria ein. Sie stellen (Fig. 351) meistens unregelmäßig wirtelig verzweigte Sprosse dar, welche an den Internodien etwas aufgetrieben, an den Knoten aber ein wenig eingeschnürt sind. Längsschnitte ergeben (Fig. 352, *1*), daß die Internodien hohl und mit dünner Gallerte gefüllt sind; ihre Wandung ist bei einigen Arten ein-, bei anderen mehrschichtig. Die Knoten werden bei Chylocladia, Champia und Lomentaria articulata von einem Diaphragma durchsetzt (Fig. 352, *1d*). Dasselbe besteht aus einer Lage von Zellen. Bei manchen Lomentaria-Arten fehlt es oder ist unvollständig.

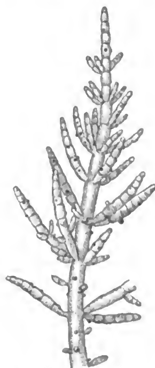


Fig. 351. *Chylocladia kaliformis.* Orig.

In den hohlen Sproßteilen fallen leicht Längsfäden (Zentralfäden, Längshyphen, Markfäden) auf. Dieselben liegen dem Rindengewebe, welches die Hohlräume umschließt, dicht an (cf. Fig. 352, *1*) und sind mit einzelnen Zellen desselben durch Tüpfel oder Fortsätze verbunden. Alle Längsfäden laufen unter einander parallel, sie stehen in den älteren Teilen in bestimmten Abständen von einander (Fig. 352, *2*) und konvergieren an den Scheiteln der Einzelsprosse bis zur Berührung.

Dieser eigenartige Aufbau ist viel diskutiert worden. NÄGELI skizzierte zuerst im wesentlichen die Struktur der Chylocladiengruppe richtig, BERTHOLD erkannte das Scheitelwachstum, DEBRAY schilderte wohl am übersichtlichsten den Gesamtaufbau, Graf SOLMS und DAVIS beschrieben die Keimpflanzen, KNY, BIGELOW (gleichzeitig mit DEBRAY), GIARD. WILLE, SCHMITZ, HAUPTFLEISCH und AGARDH lieferten teils Ergänzungen, teils abweichende Auffassungen.

Die Haftscheibe der als Chylocladieen bezeichneten Gruppe von Gattungen besteht nach DEBRAY aus fest vereinigten Fäden, wie bei Furcellaria und anderen Formen auch. Aus ihr erheben sich Sprosse, welche nicht hohl sind und genau so wachsen wie Furcellaria, Gigartina usw. Diese festen, normalen Achsen sind bei vielen Arten recht kurz, bei manchen aber, wie auch HAUPTFLEISCH bestätigt, ziemlich lang, z. B. bei Chylocladia ovalis Hook. Die hohlen „artikulierten" Sprosse sind meist Seitenorgane der ersteren, bisweilen auch Fortsetzungen derselben.

Wenn wir uns an die von SCHMITZ, DEBRAY, HAUPTFLEISCH besonders scharf betonte Auffassung vom fädigen Aufbau auch dieser Florideen halten, liefern die Formen mit mehrschichtiger Wand wohl den Schlüssel zum Verständnis der ganzen Gruppe. Fig. 352, *5* zeigt einen Längsschnitt durch den Scheitel von Lom. articulata. Derselbe besteht aus Fäden und man erkennt bald, daß längsverlaufende Hauptfäden vorliegen, welche mit Scheitelzelle wachsen und völlig einseitig, stets nach außen Zweiglein bilden, wie das Schema 352, *6* angibt.

Die extrorsen Seitenästchen schließen nach allen Seiten zu einer außen klein-, innen großzelligen Rinde zusammen, welche den gallertgefüllten Hohlraum umgibt. Das was wir soeben Hauptfäden nannten, ist aber nichts anderes als die vorhin erwähnten Zentralfäden, die im Scheitel endigen, und es ist klar, daß ebensoviel Scheitelzellen vorhanden sein müssen, als unten Längsfäden gegeben sind.

Diaphragmen entstehen bei Lom. articulata einfach dadurch, daß die Zentralfäden an den Einschnürungsstellen in seitlichem Kontakt bleiben, indem sie etwas

aufschwellen, dafür aber kürzer bleiben. Nach allem ist es nicht schwierig, die hohlen Achsen der Lom. articulata von festen Sprossen herzuleiten, wie sie z. B. bei Platoma Bairdii (Fig. 326 S. 541) vorkommen. Man braucht sich nur vorzustellen, daß auch bei letzterer Form die Zentralfäden durch Schleim oder Luft auseinander getrieben werden.

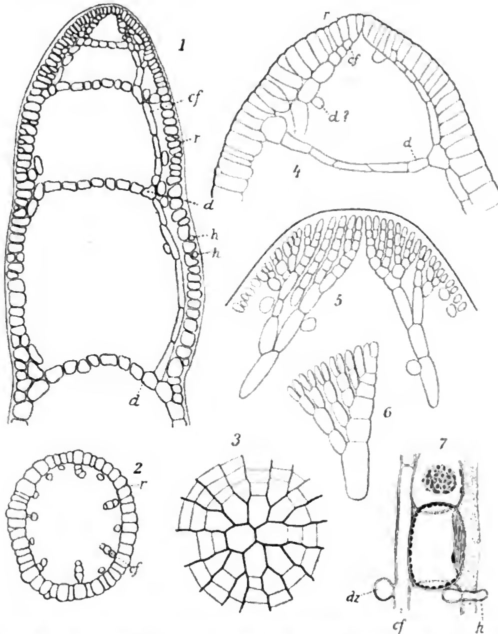


Fig. 352. *1 Chylocladia kaliformis;* Längsschnitt der Sproßspitze, schwach vergr. n. HASSENCAMP. *2 Champia parvula;* Querschnitt des Sprosses n. BIGELOW. *3 Chylocladia kaliformis;* Scheitelansicht n. BERTHOLD. *4* dies.; Längsschnitt des Scheitels, Präp. GRUBER. *5 Lomentaria articulata;* Längsschnitt des Scheitels n. GIARD. *6* Schema der Zentralfaden-Verzweigung n. GIARD. *7 Chylocladia kaliformis;* Stück aus der Internodienwand n. BERTHOLD. *cf* Zentralfaden. *d* Diaphragma. *r* Rinde. *h* Haare. *dz* Drüsenzelle.

Bei Formen mit einschichtiger Thalluswand (Chylocl. kaliformis, Champien usw.) ist der fädige Aufbau nicht mehr so deutlich. Betrachtet man die Spitzen der wachsenden Sprosse von oben, so erhält man nach BERTHOLD das in Fig. 352, *3* wiedergegebene Bild. DEBRAY, BIGELOW u. a. zeichnen die Sache ein wenig unregelmäßiger, doch stimmen alle Autoren darin überein, daß Zellreihen in mäßiger Zahl gegen die Scheitelmitte konvergieren. Mediane Längsschnitte zeigen

zwei solcher Zellreihen mit Scheitelzellen (Fig. 352, *4*). Die scheibenförmigen Segmente, welche von letzteren abgegliedert werden, zerfallen bald durch eine Längswand in eine kleine innere (*cf*) und eine größere äußere (*r*) Zelle. Die innere ist die Anlage des Zentralfadens, sie streckt sich erheblich, teilt sich aber nur durch wenige Querwände. Die äußere Zelle (*r*) ist die Anlage der Rinde, sie wird nicht bloß durch Querteilungen in eine Anzahl von Stockwerken zerlegt, sondern es treten auch antikline Längswände auf und infolgedessen rücken die Längsfäden, die sich im obersten Ende des Scheitels noch seitlich fast berührten, in tangentialer Richtung auseinander und erscheinen dann in den durch Fig. 352, *2* angegebenen seitlichen Entfernungen.

Wenn wir soeben von Zentralfäden bei Chylocladia und ihren Verwandten sprachen, so haben wir uns damit die SCHMITZ'sche Auffassung vom fädigen Aufbau auch dieser Florideen zu eigen gemacht, und ein Vergleich mit Lomentaria articulata u. a. (Fig. 352, *5*) läßt kaum einen Zweifel darüber, daß die thallusauswärts gekehrten Verzweigungen der Zentralfäden, welche bei der letztgenannten Art eine ziemlich dichte Rinde bilden, bei Chylocladia und Verwandten so stark reduziert sind, daß nur noch eine einschichtige Rindenlage zustande kommt.

Nur an gewissen Stellen wird übrigens eine Zweischichtigkeit dadurch angedeutet, daß die Rindenzellen durch eine schräge, antikline Wand Zellchen (*h* Fig. 352, *1*) abgliedern, welche später zu kurzen Haaren (*h* Fig. 352, *7*) werden.

Die einschichtigen Diaphragmen von Chylocladia u. a. entstehen nach den Angaben der meisten Autoren dadurch, daß die Längsfäden schon frühzeitig gegen das Innere horizontale Fortsätze treiben (Fig. 352, *4 d?*), welche etwa in der Mitte des Hohlraumes aufeinander stoßen. Die Fortsätze werden durch Wände von den Längsfäden abgegliedert und teilen sich später noch mehrfach. Die Längsfäden bleiben auch in den Diaphragmen bis zum gewissen Grade als solche erkennbar (Fig. 352, *4*).

Außer den Diaphragmen bilden die Längsfäden noch kugelige Zellen, welche isoliert in den Thallushohlraum hineinragen. Da man ihre Funktion nicht kennt, hat man sie als Drüsenzellen bezeichnet (Fig. 352, *7 dz*).

Die Rindenzellen bilden nach DEBRAY bei manchen Arten Hyphen, welche den Hohlraum durchwachsen. Sie haben mit den Längsfäden nichts zu tun; gerade deswegen habe ich für die ersten den in der Literatur häufig benutzten Ausdruck „Längshyphen" ganz vermieden, und mir scheint, als ob bisweilen eine Konfundierung dieser heterogenen Elemente stattgefunden hätte.

Die Bildung der Seitenzweige beginnt an den Knoten damit, daß Rindenzellen in radialer Richtung auswachsen.

Nach dem, was DEBRAY über die Hauptsprosse der Chylocladieen berichtet, würde man wohl erwarten, daß die Keimpflänzchen eine Fadenstruktur besonders deutlich erkennen lassen. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Graf SOLMS und DAVIS beschreiben die Keimlinge von Chylocladia als Kugeln mit ganz regelrechter Oktantenteilung, an welchen erst relativ spät Basis und Spitze dadurch erkennbar wird, daß Teilungen parallel zum Substrat einsetzen, welche Etagen herstellen (s. unten: Jugendstadien der Florideen). Bald folgen Rhizoiden und nicht lange danach weichen die Zellen in der Mitte des kugeligen Körpers auseinander. Damit ist die Anlage des Thallushohlraumes gegeben, und alsbald beginnt auch Streckung und Ausgestaltung der oben geschilderten Sproßsysteme.

Die Keimpflänzchen lassen bei Betrachtung von oben her vier Scheitelzellen erkennen, die an Hormosira u. a. erinnern. Die strahlige Anordnung in älteren Scheiteln geht nach SOLMS wie nach DAVIS aus der primitiven dadurch hervor, daß Segmente oder Segmentteile der vier Scheitelzellen sich zwischen die letzteren einschieben.

Wie die jungen Keimlinge sich zu erwachsenen Pflanzen entwickeln, gibt keiner der beiden Autoren an, und so muß es vorläufig dahingestellt bleiben, ob jene Befunde die oben vorgetragene Auffassung von dem fädigen Aufbau der Chylocladia-Thallome zu erschüttern imstande sind.

Anhang.

Thorea.

Die Gattung Thorea kommt in schnell fließenden Bächen und Flüssen über Europa, Amerika, die ostindischen Inseln usw. an vereinzelten und zerstreuten Standorten vor.

Die systematische Stellung der Alge, die besonders SCHMITZ, SCHMIDLE, MOEBIUS, sowie HEDGCOCK und HUNTER bearbeitet haben, ist viel umstritten. SCHMITZ gab sich fast zuviel Mühe, sie aus den Florideen herauszudisputieren. Trotzdem glaube ich, sie unter diesen erwähnen zu sollen, weil der Aufbau am meisten an Nemalieen erinnert. Zudem hat SCHMIDLE wenigstens Andeutungen von Karpogonen gesehen. Völlig klar allerdings ist die sexuelle Fortpflanzung nicht, und solange dies der Fall, bleibt die Stellung der Thorea zweifelhaft.

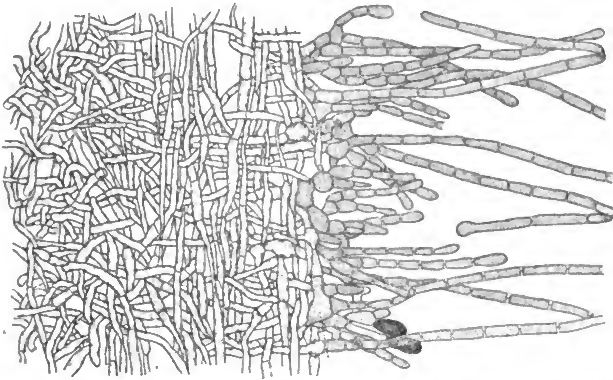


Fig. 353. *Thorea ramosissima;* Stück aus dem Längsschnitt des Sprosses n. HEDGCOCK u. HUNTER.

Die typische Art Thorea ramosissima hat dünne (1—1 1/2 mm dicke), reich verzweigte und bisweilen 1 m lange, gewöhnlich aber kürzere Sprosse, welche durch ihren weit abstehenden Pelz farbiger Haare auffallen.

Wie bei Nemalion u. a. kann man einen fast farblosen Zentralkörper und eine farbige Rinde unterscheiden. Letztere wird gebildet durch palissadenartig gestellte Assimilationsfäden, welche büschelig von einer „Basalzelle“ ausstrahlen. Der größere Teil bleibt kurz, der kleinere aber wächst zu den langen, bereits

erwähnten „Haaren“ heran (Fig. 353). Der Zentralkörper zeigt peripherisch, an die Rinde angrenzend, vorzugsweise längsverlaufende Fäden, im Zentrum dagegen mehr querverlaufende, welche ein oft wirr verschlungenes „Mark“ bilden (Fig. 353). Die ganzen Fadenmassen werden durch Gallerte von verschiedener Konsistenz zusammengehalten, nur die langen Assimilatoren treten über den Schleim hinaus.

Das Bild ist etwas bunter als bei den Nemastomaceen und Nemalieen, weil hier besonders an der Grenze von Zentralkörper und Rinde, speziell aus den basalen Zellen der Assimilatoren, Hyphen zahlreicher gebildet werden. Sie durchwuchern den ganzen Zentralkörper vorzugsweise in der Querrichtung, können auch, wie bei den zum Vergleiche herangezogenen Gruppen, an der ihrer Ursprungsstelle gegenüberliegenden Thallusseite hervorbrechen und sich als neue assimilierende Büschel zwischen die älteren einschieben.

An der Spitze der Sprosse endigen auch die Längsfäden in Zweigbüscheln, welche dort oben besonders dicht zusammenschließen, und wenn auch ein interkalares Wachstum statthat, so spielt sich doch hier das wesentliche Längenwachstum ab.

Soweit stimmen MOEBIUS, SCHMITZ und SCHMIDLE, welche neuerdings die Thorea untersuchten, überein; Differenzen bestehen aber insofern, als MOEBIUS den Längsfäden ein dauerndes Wachstum an der Spitze, verbunden mit seitlicher Abgliederung der assimilierenden Büschel, zuschreibt, während SCHMITZ ein sympodiales Wachstum gefunden zu haben glaubt. Nach ihm wären die Büschel Endverzweigungen und die Längsfäden wären genau so wie die Querfäden Produkte der Basalzellen. Demnach gliche der Wachstumsmodus demjenigen der Codien (S. 299). SCHMIDLE stellt sich auf einen vermittelnden Standpunkt, indem er zwar seitliche Verzweigungen der Längsfäden nachweist, aber doch glaubt, daß ein Teil derselben nach SCHMITZ'scher Vorschrift entstehe.

Die kurzen Assimilatoren schwellen später zum großen Teil an ihrer Spitze auf; ihre Endzelle wird birnförmig-kugelig, häuft Reservesubstanz an und entläßt dann ihren Inhalt als kugelige, nackte Monospore durch einen Riß.

Die Entwickelung dieser Monospore wurde von SCHMIDLE verfolgt. Seine Ausführungen sind mangels guter Abbildungen nicht ganz leicht verständlich. Ich glaube aber das Folgende richtig aus denselben entnommen zu haben, und HEDGCOCK und HUNTER bestätigen das im wesentlichen. Die keimende Monospore bildet zunächst eine Sohle aus verzweigten, dem Substrat anliegenden Fäden (Prothallium, SCHMIDLE). Aus ihr erheben sich aufsteigende Fäden, welche wenigstens zum Teil den Charakter einer Chantransia haben und wie diese Monosporen bilden können.

Diese „Chantransien“ sind zu Mikropolstern vereinigt, aus der Mitte der Polster brechen immer neue Fäden hervor, sie besitzen aber bald nicht mehr den Chantransiacharakter, sondern verflechten und verknäueln sich als weniger gefärbte, hyphenartige Gebilde zu einer Haftscheibe. Aus dieser sprossen dann die oben beschriebenen Stämmchen hervor und zwar meistens mehrere derselben, sodaß man junge und alte Stufen neben einander vorfindet. Die Bildung eines Sprosses dürfte damit beginnen, daß sich mehrere Fäden aus der Haftscheibe erheben, welche dann zusammenschließend die „Längsfäden“ darstellen.

Das würde wieder mit dem übereinstimmen, was wir auf S. 541 über Platoma berichteten.

So scheint mir sehr vieles für die Florideennatur der Thorea zu sprechen; dann braucht man sich auch nicht mehr zu wundern, daß der Farbstoff, welcher den fraglichen Algen eine blaugrüne bis rotviolette Färbung verleiht, in seinen Reaktionen und Spektralabsorptionslinien wesentlich mit dem der Florideen übereinstimmt.

II. Zentralfadentypus.

Die Ausgestaltung derjenigen Florideen, welche mit einer einzigen Scheitelzelle wachsen und welche im Zusammenhange damit eine einreihige Zentralachse in ihren Sprossen erkennen lassen, ist weit mannigfaltiger als die Formenbildung innerhalb des Springbrunnentypus. Indes ist es nicht schwer, etwa 4 Untertypen zu erkennen; das sind die batrachospermoiden Florideen, die recht verschiedenen Familien angehören, die Ceramiaceen, die Delesseriaceen und die Polysiphoniaceen.

1. Batrachospermoide Formen.

Wir greifen aus den zahlreichen hierher gehörigen Gattungen zunächst die Gloeosiphoniaceen Thuretella (Crouania Shousboei) und Gloeosiphonia sowie die Nemastomacee Calosiphonia als Beispiele heraus, weil von ihnen gute Bilder und Beschreibungen Bornet's und Kuckuck's vorliegen, nachdem allerdings schon Nägeli einiges über den Aufbau berichtet hatte. *Thuretella, Gloeosiphonia, Calosiphonia.*

Die fraglichen Algen erscheinen makroskopisch als reich monopodial verzweigte Sproßsysteme (Fig. 354, *1*), welche sich nicht selten schleimig anfühlen. Schon mit bloßem Auge oder wenigstens mit der Lupe erkennt man eine mehr oder weniger ausgeprägte Querringelung, die aus Fig. 354, *1* u. *2* auch ohne Beschreibung ersichtlich sein dürfte.

Einfache Quetschpräparate oder mediane Längsschnitte sowie Querschnitte durch einen Sproß zeigen, daß ein solcher von einer einzigen Reihe großer, langgestreckter und auch ziemlich derbwandiger Zellen durchzogen wird. Diese Zentralachse (*ca* Fig. 354, *5*, *8*) entsendet aus jeder ihrer Gliederzellen in wirtelförmiger Anordnung vier genau auf gleicher Höhe stehende Seitensprosse, und zwar sind dieselben dem Oberende ihrer Tragzelle etwas näher inseriert als dem Unterende. Die vier Seitenachsen verzweigen sich sehr reichlich nach allen Seiten hin, aber alle Äste behalten den Charakter von Kurztrieben; damit entstehen vier Zweigbüschel, welche seitlich zusammenschließen und einen Ring oder Mantel um die Zentralachse bilden (Fig. 354, *3*). Die über einander stehenden Ringe berühren sich bei Thuretella (Fig. 354, *2*) nur leicht, bei Calosiphonia, Gloeosiphonia u. a. dagegen schließen sie dichter zusammen, hier sind die Berührungsstellen als dunklere Querstreifen erkennbar (Fig. 354, *7*).

Naturgemäß ist bei den verschiedenen Gattungen der Zusammenschluß der Zweigbüschel in tangentialer wie in vertikaler Richtung verschieden, das hängt sowohl von der Wachstumsweise als auch von der Konsistenz der verbindenden Gallerte ab. Dort wo er, wie bei Gloeo- und Calosiphonia, ein relativ fester ist, stehen die Zweige letzter Ordnung genau auf gleicher Höhe (Fig. 354, *5*), und die Endzellen derselben imitieren, dicht zusammenschließend, eine Epidermis, die man hier wohl am besten als Außenrinde bezeichnet. Sie ist intensiv gefärbt und funktioniert sicher als Assimilationsgewebe. Weiter einwärts folgt die weniger gefärbte, etwas lockere Innenrinde, aus Ästen niederer Ordnung gebildet, und endlich ein Hohlraum, durchsetzt von den vier Basalzellen der Büschelzweige, welche an die Zentralachse angrenzen (Fig. 354, *5*).

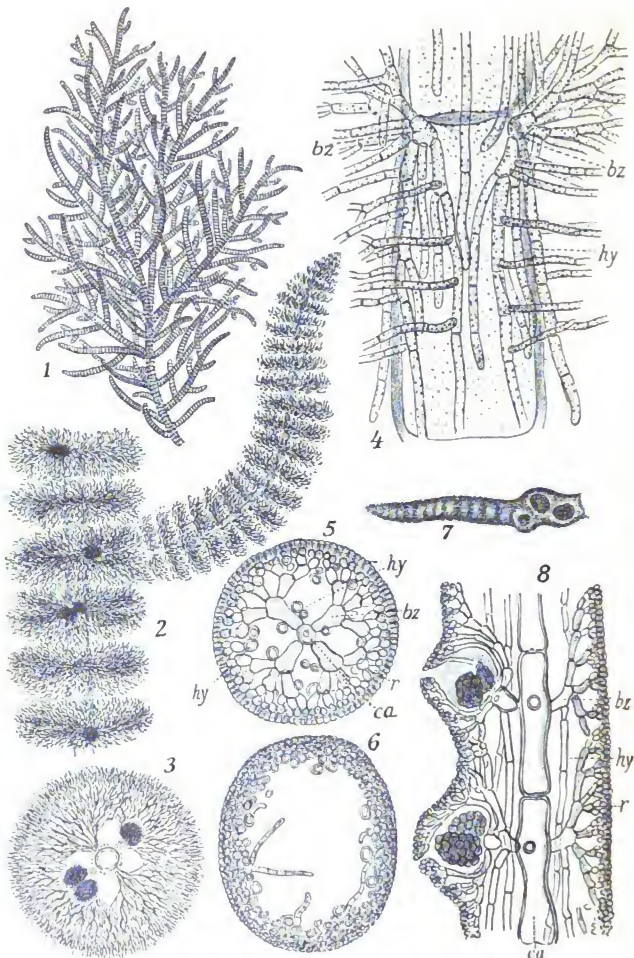


Fig. 354 n. BORNET. *1 Thuretella Shousboei.* Habitusbild. 2 dies.; Stück eines Sprosses mit Seitenast. 3 dies.; Querschnitt des Sprosses. 4 dies.; Stück der Zentralachse mit abwärts laufenden, auswärts verzweigten Hyphen. 5 *Gloeosiphonia capillaris;* Querschnitt eines jungen Sprosses. 6 dies.; Querschnitt eines älteren Sprosses. 7 *Calosiphonia Finisterrae;* Zweig schwach vergr. 8 dies.; Längsschnitt des Sprosses. *ca* Zentralachse. *bz* Basalzelle der Wirteläste. *r* Rinde. *hy* Hyphen.

Zu diesen Elementen treten dann noch häufig bei unseren Gattungen Hyphen hinzu, wie wir sie bereits bei zahlreichen Phaeophyceen und Florideen kennen. Sie stellen auch hier Fäden dar, welche in der Regel den Basalzellen der Büscheläste (Fig. 354, *4*, *8*), gelegentlich auch den jüngeren Zweiglein entspringen, und dann gerade oder geschlängelt abwärts wachsen. Bei Thuretella sind die Hyphen ziemlich reich an Chromatophoren, sie schmiegen sich der Zentralachse direkt an und können



Fig. 355. *Dudresnaya purpurifera* n. Berthold.

dieselbe unter wiederholter Verzweigung (Fig. 354, *4*) dicht einhüllen. Diese Organe stellen die Berindungsfäden der Autoren dar. Von ihnen entspringen bei Thuretella (Fig. 354, *4*) radiär nach außen gerichtete Seitenzweige, schieben sich zwischen die primären Wirteläste ein (und funktionieren, wenigstens in ihren peripheren Zellen, ebenfalls als Assimilatoren). Auf diesem Wege kann nach Bornet die an den jüngeren Ästen so überaus deutliche Ringelung an den unteren Teilen der Sprosse völlig verwischt werden.

Dudresnaya zeichnet sich nach Berthold durch besonders reichliche Entwickelung der Berindungshyphen an der Basis der Sprosse aus; die von ihnen ausgehenden radiär gerichteten Äste sind ebenfalls reichlich vorhanden und können sogar Fortpflanzungsorgane tragen. Damit schwindet dann die Ringelung ganz.

Bei Gloeosiphonia u. a. sind die fraglichen Fäden weniger gefärbt, sie legen sich der Achse nicht fest an, sondern durchwachsen zum Teil einfach frei den Hohlraum, welcher letztere umgibt (Fig. 354, *4*); manche von ihnen aber kleben sich an diejenigen Zellen an, welche wir oben als Innenrinde bezeichneten (*hy* Fig. 354, *5*), und entsenden dann ebenso wie die Berindungsfäden der Thuretella Zweiglein in radiärer Richtung durch Innen- und Außenrinde. Dadurch wird diese verstärkt, und da außerdem an der inneren Rindengrenze die Hyphen sich verflechten, entsteht ein ziemlich fester Rindenmantel, welcher den Hohlraum in der Mitte umgibt. In diesem ist die Zentralachse anfangs noch sichtbar, später geht sie mitsamt den Basalzellen der Wirteläste zugrunde, und ältere Sproßteile zeigen nur noch das Bild der Fig. 354, *6*: einen axilen Hohlraum umgeben von dem Rindengewebe.

Die Bildung von Langtrieben erfolgt bei den soeben genannten Formen dadurch, daß an Stelle eines büscheligen Kurztriebes ein Langtrieb entsteht, welcher wie der Muttersproß mit Scheitelzelle wächst usw. An einer Zentralachsenzelle, welche einen Langtrieb produziert, stehen demnach außer jenem gewöhnlich drei Kurztriebe; doch findet Ed. Gruber in den unteren Regionen der Sprosse von Thuretella häufig in summa fünf Wirteläste an einer Mutterzelle inseriert, davon sind vier Kurztriebe, einer ein Langtrieb. Die basal- und scheitelwärts angrenzenden Gliederzellen haben aber nur vier Kurztriebe, der Langtrieb fehlt ihnen. Die Stellung der Äste ist im ersten Fall genau ein Fünftel, im letzten ein Viertel. Es geht daraus hervor, daß die Zahl der Wirteläste je nach den Umständen am gleichen Sproß variieren kann.

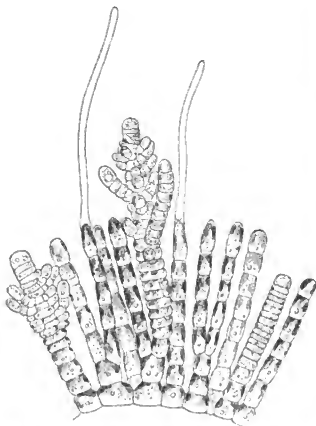


Fig. 356. *Gloeosiphonia capillaris.* Orig. Kuckuck. Sohle mit jungen Sprossen.

Die Wachstumsweise der Zentralfadenalgen weicht scheinbar weit ab von denjenigen des Springbrunnentypus. Allein es sind doch auch Anklänge vorhanden. Zu solchen gehören u. a. die Hyphenzweige, welche hier wie dort die assimilierende Rinde verstärken und verdichten. Besonders aber sind es die Jugendstadien, welche sich relativ ähnlich sehen. Bei Gloeosiphonia (Fig. 356) erheben sich nach Kuckuck aus der Sohle zahlreiche aufrechte Fäden wie bei Platoma (S. 540, 541).

Während aber bei letzterer eine Gruppe von solchen sich zu einem einzigen Vegetationspunkt eines Sprosses zusammenschließt, wachsen bei Gloeosiphonia einzelne

Fäden zu den Zentralachsen der Sprosse heran (Fig. 356). Mir scheint, der Unterschied in der Entstehung der Sprosse zwischen Gloeosiphonia, Platoma, Furcellaria u. a. sei nur ein gradueller und in dieser Auffassung wird man bestärkt durch BREBNER's Angaben über Dumontia, die mir KUCKUCK unter Beigabe einer schönen Figur (356a) brieflich bestätigte.

Bei dieser Gattung erhebt sich zwecks Bildung eines Langtriebes eine ganze Gruppe teilungsfähiger Fäden über die Sohle. Indes wachsen diese nur eine relativ kurze Zeit gleichmäßig, einer nach dem anderen sistiert über kurz oder lang sein Wachstum, und schließlich dominiert ein einziger Faden, welcher dann als Zentralfaden allein mit seinen Auszweigungen

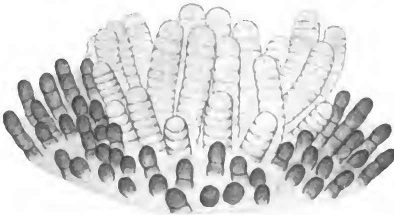


Fig. 356a. *Dumontia filiformis;* Orig. KUCKUCK. Sohle mit einer Gruppe von Fäden, von welchen einer schließlich zum Zentralfaden wird.

den Thallus aufbaut. Die zurückgebliebenen Fäden verzweigen sich übrigens auch und bilden mit ihren Ästen speziell an der Basis der Langtriebe die Rinde. Dumontia bildet danach eine willkommene Mittelstufe, und nach solchen Befunden wird es verständlich, daß Glieder einer und derselben Familie, wie wir das oben betonten, teils dem einen, teils dem anderen der von uns unterschiedenen Wachstumstypen angehören. Ohnehin sind diese ja nur Kategorien, an denen wir uns orientieren.

Die jungen Sprosse von Gloeosiphonia u. a. zeigen dann besonders deutlich die Scheitelzelle des Achsenfadens, die natürlich auch bei älteren Sprossen zu finden ist. Sie gliedert scheibenförmige Segmente ab, und fast bei allen hierher gehörigen Formen werden schon in geringer Entfernung vom Vegetationspunkte die ersten Anlagen der wirteligen Kurztriebe als Vorstülpungen an den Segmenten sichtbar (Fig. 356). Man erkennt nun auch leicht, daß nicht alle vier Wirteläste gleichzeitig, sondern sukzedan angelegt werden (s. auch Fig. 357, *4*), und erst wenn alle vier in der Anlage gegeben sind, werden sie durch Streckung der Zellen in der axilen Reihe von einander in vertikaler Richtung entfernt. Die Hyphen entstehen relativ spät.

An obige Typen schließen sich nun zahlreiche andere an, von denen wir hier einige noch kurz besprechen, teils weil sie kleine Abweichungen zeigen, teils weil sie dem Algologen besonders häufig begegnen.

Über Batrachospermum (wohl die verbreitetste Süßwasserfloridee in Gräben, Bächen und Seen) ist nur zu berichten, daß der Aufbau seiner Sprosse demjenigen von Thuretella ungemein ähnlich ist; Graf SOLMS und besonders SIRODOT, dann ARCANGELI u. a. haben ihn eingehend studiert. Die Kurztriebquirle, welche hier meistens von zahlreichen Ästen gebildet werden, berühren sich nach oben und unten nicht oder kaum; daraus resultiert dann auch hier das eigen- *Batrachospermum.*

artig perlschnurförmige Aussehen (Fig. 357, *1*), welches in Verbindung mit der weichen Beschaffenheit der meist blau- bis graugrünen Sprosse der Pflanze den Namen verschafft hat. Die alle Zellen umgebende Gallerte ist eben sehr weich, und so schließen auch die Büscheläste seitlich derart lose zusammen, daß im Präparat ein leichter Druck auf das Deckglas genügt, um sie auseinander zu breiten (Fig. 357, *2*).

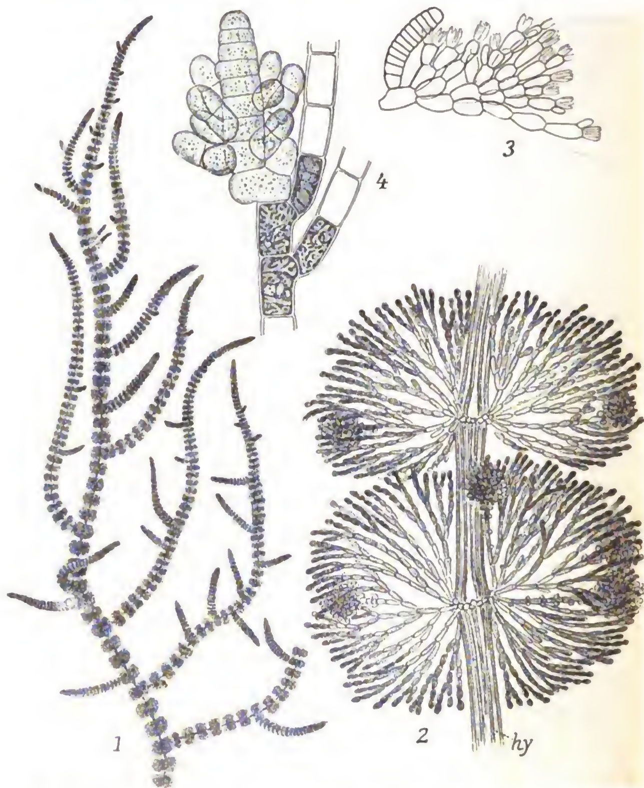


Fig. 357 n. Sirodot. Orig. *1 Batrachospermum moniliforme.* Habitusbild. 2 dass.; Stück eines Sprosses mit Wirtelästen. *hy* Hyphen. *3 Batr. vagum;* Wirtelast mit Seitensproß auf der Basalzelle. *4 Batr. Craibussoniense;* junger Sproß.

Auf diese Weise sieht man dann auch leicht, daß die reichlich Chromatophoren führenden Zellen der Zweiglein tonnenförmig aufgeschwollen sind und so das torulöse Aussehen der letzteren bedingen. Jede Endzelle eines Kurztriebes hat entweder die Form einer kleinen Papille oder sie wächst zu einem längeren Haare heran, das an seiner Basis umscheidet ist. Nach SCHMIDLE würde das Haar aus den älteren Membranschichten, nach Durchbrechung derselben, hervorwachsen (vgl. Coleochaete). Der Zellkern in demselben geht später zugrunde.

Die Berindungsfäden der Achse (Hyphen) sind zahlreich; bemerkenswert ist, daß die auch von ihnen radiär ausstrahlenden Äste nicht bloß Büschelform haben, sondern auch rings um die Achse auf gleicher Höhe entspringen. Damit entstehen vollständige sekundäre Wirtel, welche sich zwischen die von der Zentralachse direkt gebildeten einschieben.

Die Bildung von seitlichen Langtrieben ist hier etwas anders als bei Gloeosiphonia usw.; sie geht nämlich von der Basis der Wirteläste aus, indem sich auf der Basalzelle derselben eine aufwärts gekehrte Ausstülpung bildet, welche (Fig. 357, *3*) zum Zweige heranwächst. Die Jugendstadien (Fig. 357, *4*) erinnern sehr an Gloeosiphonia; die Quirläste entstehen auch hier sukzedan.

An Batrachospermum reiht sich die amerikanische Gattung Tuomeya, welche gleichzeitig stark an Gloeosiphonia erinnert. Die reich verzweigten Sprosse sind sehr konsistent, alle Wirteläste schließen nach SETCHELL außen fest zusammen und die Hohlräume zwischen ihnen sind durch Hyphenmassen ausgefüllt. Ein farbloser Zentralkörper hebt sich von der farbigen Rinde ab. Dadurch, sowie durch ihre Entwickelung, leitet sie hinüber zu der seit alten Zeiten viel behandelten Lemanea. Eingehende Angaben über sie finden wir bei WARTMANN, SIRODOT, KETEL, BORNEMANN, und zuletzt faßte ATKINSON den Aufbau der Lemaneen kurz und klar zusammen. Die mit Vorliebe in kühlen, klaren Gebirgswässern wachsenden, gewöhnlich gelbbraun bis schwarz gefärbten Lemaneen stellen borstenförmige, knotig verdickte Körper dar, welche relativ wenig verzweigt sind (Fig. 358). SIRODOT unterschied zwei Gattungen, Lemanea und Sacheria, welche andere Forscher nur als Untergattungen gelten lassen wollen — für uns ist das irrelevant. *Tuomeya.* *Lemanea.*

Ein Blick auf Fig. 358, *3*, *4* zeigt, daß auch hier wieder ein wirtelig verzweigter Achsenfaden vorliegt, und die Fig. 358, *6* ergibt ferner, daß die Wirtel sich in der Längsrichtung des Sprosses nicht bloß berühren, sondern sogar an der Berührungsstelle Wülste bilden, welche den sog. Borsten der Lemanea das erwähnte knotige Aussehen verleihen. Diese Wülste aber als Knoten in dem üblichen morphologischen Sinne zu bezeichnen, geht kaum an. Will man bei den hier geschilderten Gruppen von Knoten reden, so kann man als solche doch wohl nur die Stellen bezeichnen, an welchen die Wirteläste entspringen. Unter dieser Voraussetzung sind die Wülste der Lemaneaborsten angeschwollene Internodien.

Vergleicht man die in Fig. 354, *8* wiedergegebene Calosiphonia mit der Fig. 358, *4*, *6*, so springt die Ähnlichkeit beider, im Zusammenschluß und in der Verzweigung der Wirteläste usw., sofort in die Augen, und eigentlich bedürfte Lemanea kaum einer weiteren Besprechung; allein die Pflanze hat fast für jede Zelle ihre besondere Nomenklatur erhalten, weil man die erwähnten Homologien nicht gleich übersah.

Die Basalzellen (*bz*) der vier Wirteläste, welche hier der Gliederzelle des Achsenfadens an ihrem oberen Ende ansitzen, nennt man Stützzellen. Durch zwei bis drei Verbindungszellen (*r* Fig. 358, *3*) stehen sie mit der dreischichtigen Rinde im Zusammenhang, deren Zellen außen klein und stark gefärbt, innen aber größer und heller erscheinen. Von den peripheren Enden der radiär gestellten Stützzellen entspringen aber noch Längsfäden (*lf* Fig. 358, *4*). Diese sind auch nichts anderes als Zweige niederer Ordnung von den Basalzellen; sie

verlaufen auf- und absteigend, der Rinde annähernd parallel. In der Nähe der Stützzellen sind ihre Glieder langgestreckt, nehmen aber in dem Maß an Länge ab, als sie sich von diesen entfernen, gleichzeitig nähern sie sich den inneren

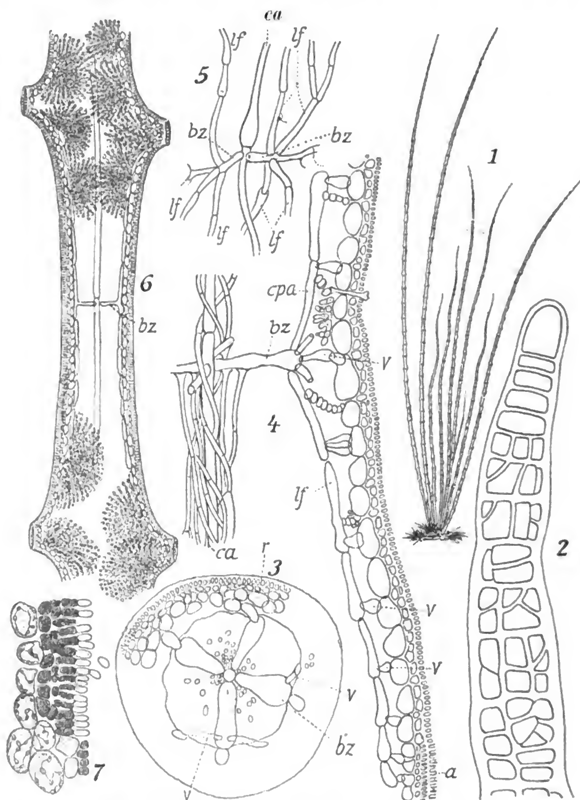


Fig. 358 n. Atkinson, Sirodot, Ketel u. Bornemann. *1 Lemanea catenata;* Habitusbild. 2 *Lem.* (*Sacheria*) *rigida;* Sproßscheitel n. Ketel. 3 *Lem. spec.;* Querschnitt. 4 *Lem. australis;* Längsschnitt durch einen Teil des Sprosses. 5 *Lem. catenata;* Stück aus den mittleren Teilen des Sprosses. 6 *Lem. fucina;* Längsschnitt eines Sproßstückes. 7 *Lem. australis;* Antheridienstand. *ca* Zentrale Achse. *bz* Basalzelle der Wirtel (Stützzelle). *v* Verbindungsfäden. *lf* Längsfäden. *a* Antheridienstand. *r* Rinde. *cpa* Karpogonast.

Rindenlagen immer mehr und gehen bei *a* Fig. 358, *4* fast in dieselben über. Hier bei *a* ist die Stelle, an welcher die Anschwellung der Lemaneaborsten sich befindet und gleichzeitig diejenige, an welcher die absteigenden Längsfäden eines Wirtels sich mit den aufsteigenden des nächst unteren begegnen, ohne daß freilich irgend eine Verbindung hergestellt würde.

Jede Zelle des Längsfadens ist durch ein Paar von Verbindungszellen mit Elementen der Rinde verknüpft; es sind das die mit *v* bezeichneten Elemente, von welchen in der Figur naturgemäß nur eines sichtbar ist.

Die radiären Basalzellen resp. die von ihnen ausgehenden Längsfäden verhalten sich nun nicht alle gleich. Von zwei opponierten Basalzellen gehen bei Lemanea, für welche obige Beschreibung speziell Geltung hat, je zwei absteigende und nur je ein aufsteigender Längsfaden **ab** (Fig. 358, *5* links), von den beiden mit ihnen gekreuzten Stützzellen aber entspringen nach oben wie nach unten je zwei Längsfäden (Fig. 358, *5* rechts) und je ein aufsteigender teilt sich noch in zwei Hälften. Auch untergeordnete Teilungen der Längsfäden werden noch beobachtet.

Bei der Untergattung Sacheria ist die Zahl der Längsfäden eine etwas andere; auch liegen diese der innersten Rindenlage dicht an, sodaß die Verbindungszellen vor den Stützzellen wegfallen. Die beiden Formen unterscheiden sich auch dadurch, daß bei Lemanea aus den Stützzellen Hyphen entspringen, welche sich um die Zentralachse herumwinden (Fig. 358, *4*).

Atkinson nennt die Längsfäden generative. Der Ausdruck ist nicht ganz glücklich, erinnert aber doch an die Tatsache, daß aus ihnen seitlich die Karpogonäste entspringen (*cpa* Fig. 358, *4*).

Die wachsenden Spitzen der Lemaneen weichen von denen der bislang erwähnten Formen etwas ab. Die Segmente der Scheitelzelle werden durch Wände von charakteristischer Anordnung zerlegt, und es entsteht zunächst ein festes, parenchymatisches Gewebe, dessen Herkunft aus den einzelnen Segmenten noch deutlich erkennbar ist (Fig. 358, *2*). Erst ziemlich spät trennen sich die durch Teilung gebildeten Zellen von einander und rangieren sich in der oben geschilderten Weise. Aus jedem Segment der Scheitelzelle entsteht auch hier ein Wirtel von Stützzellen usw. Eingehende Untersuchungen über die Zellteilungsfolgen und die Orientierung der sukzessive auftretenden Zellwände, welche besonders Ketel durchgeführt hat, weisen darauf hin, daß auch hier die Schmitz'sche Auffassung Geltung hat, wonach die festen Gewebeverbände der Florideen auf „kongenital verwachsene" Einzelfäden zurückzuführen sind, d. h. Lemanea leitet sich von Fadenformen her, der feste Gewebeverband ist sekundär.

Verzweigungen der Borsten sind bei Lemanea selten; sie erfolgen aus den jüngsten, eben erst abgegliederten Segmenten durch seitliche Ausstülpung.

Gelidiaceen u. a.

Die bislang behandelten Formen lassen nun auch zahlreiche andere, meist derber gebaute Florideen leicht verstehen. Diese haben auch einen Zentralfaden, welcher büschelige Kurztriebe bald in wirteliger, bald in anderer Stellung trägt, aber auf dem Querschnitt erhält man niemals Bilder wie Fig. 354, *3*, *5* oder Fig. 358, *3*, sondern wie Fig. 359, *3*. Dies hat seinen Grund in dem Umstande, daß die Basalzellen der Kurztriebe nicht horizontal abstehen, sondern gegen die Spitze aufgerichtet sind (Fig. 359, *2*, *4*), wie das z. B. bei Caulacanthus der Fall ist. Dadurch stellen sie sich der Zentralachse mehr oder weniger parallel und dann muß auf dem Querschnitt das erwähnte Bild entstehen. Die Zentralachse und deren Seitensprosse erscheinen stets fast unter einem rechten Winkel durchschnitten. Das Querschnittsbild nähert sich damit erheblich demjenigen, welches die Formen des ersten Typus aufweisen, und es kann ihm vollends gleich werden, wenn die Zentralachse nicht mehr durch ihre Größe hervortritt.

In diese Gruppe von Florideen gehört u. a. Gelidium, das mit Vorliebe in einer Ebene fiederig verzweigt ist (Fig. 359, *1*). Nach BORNET sind hier die Büscheläste auf zwei Flanken der Zentralachsen besonders stark entwickelt, und dadurch kommt die Abflachung des Thallus zustande. Die Basalzellen der Kurztriebe laufen gerade hier auf verhältnismäßig langen Strecken den Achsenfäden parallel, während die äußersten Auszweigungen sich antiklin auswärts wenden und zu einer dichten Rinde zusammenschließen.

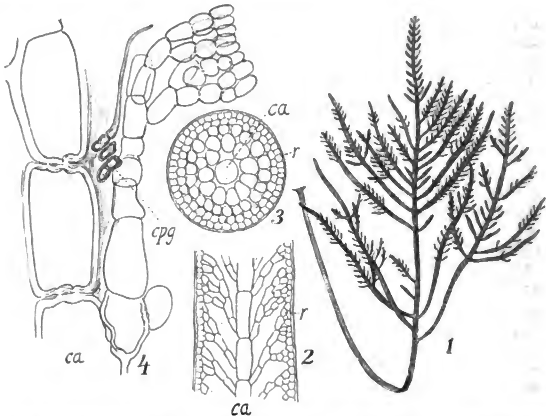


Fig. 359 n. KÜTZING u. BORNET. *1 Gelidium corneum.* Habitusbild. *2, 3 Caulacanthus ustulatus;* Sproß längs und quer. *4* ders.; Achse mit aufgebogenem Seitensproß. *ca* Zentralachse. *r* Rinde. *cpg* Karpogon.

Aus den innersten Lagen der letzteren brechen schon an recht jungen Sprossen Hyphen in großen Mengen hervor. Durch diesen Prozeß, der sehr an Tuomeya u. a. erinnert, wird der primäre Aufbau weitgehend verwischt. Auf Querschnitten älterer Sprosse umschließt eine außen kleinzellige, innen etwas großzelligere Rinde dichte Hyphenmassen, und in diesen tauchen bei verschiedenen Formen verschieden reichlich die Basalzellen der Büscheläste inselartig auf, wie KÜTZING, OKAMURA u. a. das abbilden.

HAUFE, der u. a. diese Dinge studierte, wies auch auf die Scheitelzelle von Gelidium hin, die bereits NÄGELI gefunden hatte. Wie aus dieser quer gegliederten Scheitelzelle im einzelnen die geschilderte Gewebeanordnung hervorgeht, ist nicht in allen Einzelheiten klar. Im Großen Ganzen wird man hier Vorgänge ähnlich denen bei Lemanea zu erwarten haben.

Gigartinaceen usw.

Hieran schließen sich einige Gigartinaceen (Entocladia u. a.), sodann Rhodophyllideen (Cystoclonium, Catenella, Agardhiella, Rhabdonia u. a.), Sphaerococcaceen (Phacelocarpus, Sphaerococcus, Hypnea), Rhizophyllideen (Chondrococcus, Rhizophyllis).

Prinzipielle Differenzen bestehen, soweit ich sehe, zwischen diesen vielen Formen nicht, solche sind nur gegeben durch die mehr oder weniger starke Ent-

wickelung des Hyphensystems, der Rinde usw. Ferner sind die Scheitelzellen verschieden, weil bei manchen Formen einfach Querwände scheibenförmige Segmente abgliedern, während bei anderen schräg gestellte Wände etwas abweichend gestaltete Tochterzellen liefern und zwar nach mehreren oder nur nach zwei Richtungen des Raumes. Das letztere kommt besonders vor bei flachen Thallomen; hier entspringen dann natürlich aus dem Zentralfaden die Seitenzweiglein in zweizeilig-alternierender Anordnung, schließen aber wiederum zu einem festen Gewebe zusammen.

Eine dreiseitige Scheitelzelle, fast wie ein Laubmoos, hat u. a. Cystoclonium. Henckel hat die Pflanze neuerdings studiert, doch ist aus seinen Angaben ebensowenig wie aus den älteren genügend ersichtlich, wie die Segmente weiter entwickelt werden und sich schließlich zu dem fädigen Thallus ausgestalten.

Solchen Fällen gegenüber, in welchen die Scheitelzelle leicht sichtbar ist, stehen andere, in welchen man sie wegen ihrer Kleinheit kaum auffinden kann. So fasse ich wenigstens den Bericht bei Schmitz-Hauptfleisch auf, wonach u. a. Stenocladia einen Zentralfaden erkennen läßt, während der Scheitel „fächerförmig strahlende Faserstruktur" besitzt. Man kann wohl annehmen, daß hier die Seitenzweiglein der Zentralachse mit dieser selbst auf gleicher Höhe endigen und so die unscheinbare Spitze der Zentralachse verdecken.

Man ersieht aus dem Vorstehenden, daß über die meisten der obengenannten Formen nur spärliche Angaben vorliegen, über dieselben findet sich einiges bei Nägeli, Wille, Haufe, Henckel, Johnson, Osterhout, Gibson u. a., sowie auch bei Schmitz-Hauptfleisch. Eine einheitliche, übersichtliche Darstellung ist nicht vorhanden; wenn eine solche vielleicht auch nicht mehr viel prinzipiell Neues brächte, wäre sie doch erwünscht; die kurzen Einzelabhandlungen, welche gewisse Formen behandeln, sind nicht alle von ausreichender Gründlichkeit.

Dem oben beschriebenen Typus der Gloeosiphonien, Thuretellen usw. nähert sich auch bedeutend die Gruppe der Wrangelieen (Wrangelia, Naccaria), die Zerlang studierte. *Wrangelieen.* Wrangelia besitzt fünfgliederige Wirtel von Kurztrieben, welche ihrerseits in einer Ebene alternierend verzweigt zu sein pflegen. Die Verzweigungsebene steht transversal zum Hauptsproß. Die fünf einzelnen Glieder des Wirtels entstehen sukzedan (s. unten), der erste Kurztrieb (*ktr*[1] Fig. 360) ist der größte, der letzte bleibt besonders weit hinter den übrigen zurück (*ktr*[5] Fig. 360). Da an den auf einander folgenden Achsengliedern die erstgebildeten Kurztriebe zweizeilig alternierend stehen und die jüngeren sich dementsprechend ordnen, kommt meistens ein ganz eigenartiger Habitus der Pflanzen zustande.

Die Kurztriebwirtel werden schon zeitig angelegt. Die von den Scheitelzellen gelieferten Segmente zerfallen in der durch Schema 360, *2* angegebenen Reihenfolge in eine zentrale und fünf periphere Zellen. Diese werden jedoch nicht durch einfache Längswände abgeschnitten, sondern durch schräg uhrglasförmige, etwa so wie Fig. 360, *3* angibt. Die Astanlagen (nicht selten als Randzellen bezeichnet) sitzen anfänglich nahe beisammen, werden aber später durch Streckung ihrer Mutterzelle in vertikaler Richtung von einander entfernt. Da diese Streckung in den unteren Regionen der zentralen Zellen erfolgt, findet man später (Fig. 360, *1*) die Äste immer am apikalen Ende einer Gliederzelle inseriert.

Die Verzweigung der wirteligen Kurztriebe ist nach Zerlang eine basipetale. Die untersten Ästchen entstehen zuletzt, die untersten Zellen derselben behalten noch ziemlich lange einen gedrungenen Habitus und strecken sich erst ziemlich spät.

Der gleichsam embryonale Charakter dieser unteren Zellen bedingt es auch wohl, daß die Basalzelle der primären Kurztriebe wie bei Batracho-

spermum Langtriebanlagen erzeugt, und zwar auf ihrer Oberseite (Fig. 360, *1*). Die Anlagen kommen nicht alle zur vollen Ausbildung, ihrer Entwickelung gemäß aber stehen sie zweizeilig alternierend, wie die ersten Kurztriebe jedes Gliedes (Fig. 360, *1*).

Die für Wrangelia geschilderten Entwickelungsprozesse sind wegen des Vergleiches mit Ceramien und Polysiphonien, auf den später einzugehen sein wird, von besonderer Wichtigkeit.

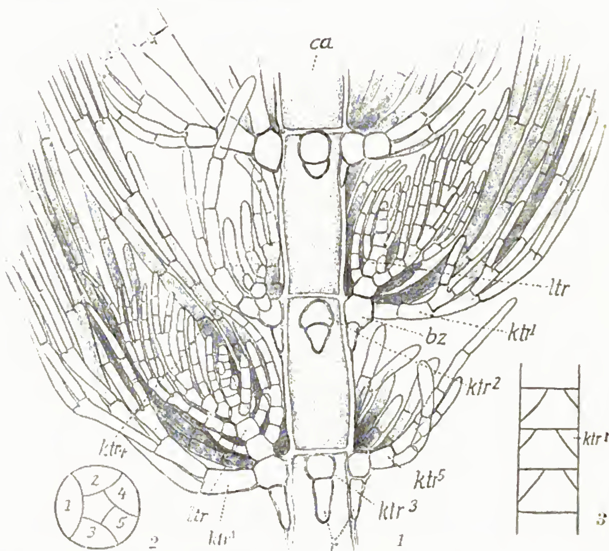


Fig. 360. *1 Wrangelia penicillata*; 1. Sproßstück. Orig. *ca* Zentralachse. *ktr* usw. Kurztriebe. *bz* Basalzelle. *ltr* Langtrieb. *r* Rindenfäden. 2 Schema der Entstehung von Wirtelästen im Querschnitt n. ZERLANG. 3 dass. im Längsschnitt.

Mehr nebensächlich ist es, daß von den Bazalzellen der Wirtelzweige zahlreiche Berindungsfäden ausgehen (*r* Fig. 360, 1). Die Rinde erreicht erhebliche Dicke und an älteren Sprossen fallen die Teile der Kurztriebe ab, welche die Rinde überragen (vgl. Spermatochnus, Seite 388).

Die nahe verwandte Atractophora hat im Aufbau viel Ähnlichkeit mit Wrangelia, entbehrt aber der Verzweigung aus der Basis der Kurztriebe. Diese kommt wiederum der Gattung Naccaria zu. Doch ist hier die Stellung der Kurztriebe modifiziert. Jede Gliederzelle produziert zwei Kurztriebe; einen aus dem akroskopen, einen anderen aus dem basiskopen Ende. ZERLANG schildert im einzelnen, wie diese um 90° gegeneinander

verschoben sind und wie daraus eine eigenartige Stellung der Kurztriebe am ganzen Zentralfaden resultiert. Die auch hier vorhandene Rinde liefert noch sekundäre usw. Kurztriebe.

2. Ceramiaceae.

Die einfachsten Ceramiaceen sind vielfach einfacher gestaltet als die oben behandelten Helminthocladien, Dudresnayen usw.

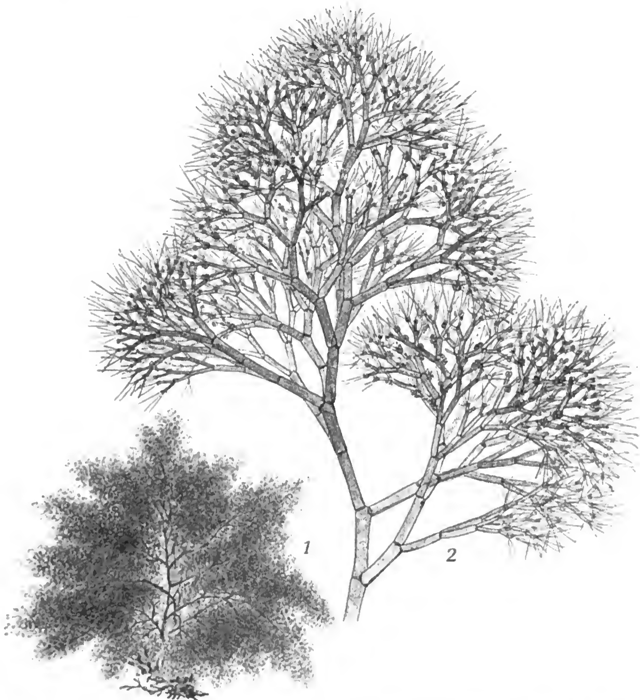


Fig. 361. *Callithamnion corymbosum* n. THURET. *1* Habitus einer ganzen Pflanze. 2 Zweig mit Antheridien.

Callithamnion. Callithamnion (Fig. 361, *1*) gleicht im Habitus einer Cladophora, doch sind die meisten Arten weit zarter, ja gelegentlich erscheinen sie fast durchsichtig. Nägeli, der diese Pflänzchen schon früh studierte, zeigte, daß die monosiphonen, reich verzweigten Callithamnien mit einer an sich unscheinbaren Scheitelzelle wachsen, etwa wie die schon erwähnte Cladophora u. a. Die von ersterer abgegliederten Segmente erfahren zwar Streckung, aber keine Querteilung. Wie bei Cladophora entwickeln sich die Äste — und zwar je einer aus einem Segment — durch seitliches Auswachsen unmittelbar unter einer Querwand. Dieser Verzweigungsmodus wiederholt sich auch an den Seitensprossen, und so resultieren reich verzweigte Systeme (Fig. 361, *2*), deren letzte Endigungen häufig in ein langes hyalines Haar ausgehen. Die Anordnung der Zweige an den Mutterachsen ist eine zerstreute; bei Callith. corymbosum z. B. divergieren sie um 90°, sodaß eine vierzeilige Anordnung resultiert. Jene und auch verwandte Spezies sind in ihrem Gesamtaufbau sympodial, wie Nägeli schildert, andere Arten dagegen sind normalerweise monopodial.

Aus der Basis der größeren Zweige entspringen bei nicht wenigen Arten Hyphen und wachsen an den Hauptsprossen dicht gedrängt abwärts. So resultiert eine oft schwammige Rinde, welche bei anderen Formen später noch eingehender besprochen werden soll.



Plumaria. Fig. 362. *Plumaria Shousboei* Schm. (*Callithamnion elegans* Shousb.) n. Bornet.

Die Spermothamnien sind relativ unscheinbare, meist auf dem Substrat kriechende und unregelmäßig verzweigte Ceramiaceen. Im Gegensatz dazu sind die Plumarien (Fig. 362) äußerst regelmäßig aufgebaut, sie zeichnen sich, wie z. B. Pl. Shousboei Schm. (Callithamnion elegans Shousb.) durch äußerst zierliche Fiederung der dichotom verzweigten Hauptäste aus. Eine Berindung irgend welcher Art ist hier nicht vorhanden. Aber schon bei der nahe verwandten Plumaria Harveyi Schmitz (Euptilota H. Cramer) macht sich ein solcher Prozeß bemerkbar. Die Art ist überhaupt komplizierter gebaut.

An der Spitze der zentralen Achse, die natürlich mit Scheitelzelle wächst, entwickelt sich nach Cramer zunächst aus jeder Gliederzelle je ein Seitensproß. Diese primären Kurztriebe stehen zweizeilig alternierend

(*ktr*[1] Fig. 363, *1*), später aber entwickelt sich an jeder Achsenzelle ein zweiter Ast (*ktr*[2]), dem ersten gegenüber, der ebenfalls einen Kurztrieb darstellt. So entsteht eine ziemlich regelmäßige Fiederung, doch bleiben meistens die sekundären Zweige hinter den primären an Größe zurück. Die primären Seitenorgane werden vereinzelt zu Langtrieben (*ltr* Fig. 363, *1*); ein sekundäres bildet sich nie in dieser Weise aus.

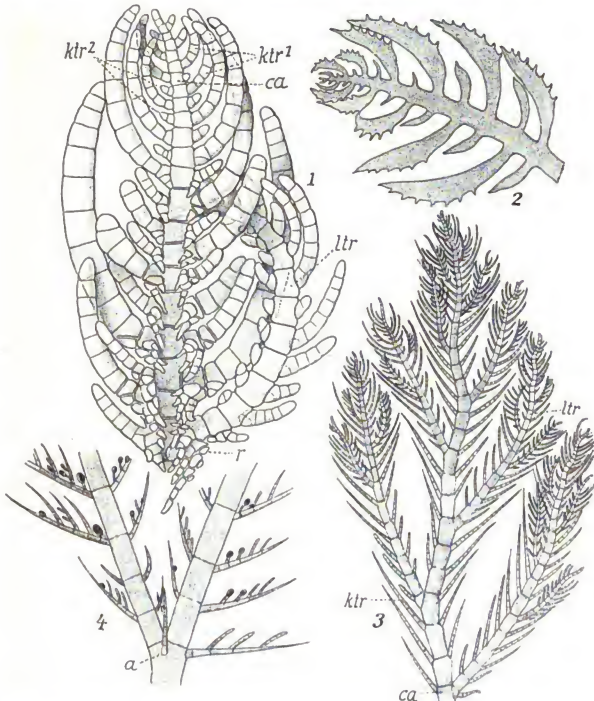


Fig. 363 n. Cramer, Nägeli u. Kützing. *1 Plumaria Harveyi* Schmitz. *2 Plumaria serrata* Kütz. *3 Antithamnion floccosum.* *4 Antithamnion plumula.* *ca* Zentralachse. *ktr*[1], *ktr*[2] Kurztriebe. *ltr* Langtriebe. *r* Rindenfäden.

Hier wie bei manchen der später zu behandelnden Formen ist die konvexe Außenseite der Langtriebe bezüglich der Zweigbildung gefördert.

Die Kurztriebe, speziell deren letzte Auszweigungen pflegen unberindet

zu sein, die Langtriebe dagegen werden umhüllt, indem aus der Basis ihrer Seitensprosse durch etwas schräg gestellte Wände Zellen abgeschnitten werden, welche zu kurzen, mehrfach verzweigten Zellfäden auswachsen (Fig. 363, *1 r*). Diese schließen rings um die axile Zellreihe der Langtriebe zu einer Rinde zusammen und verdicken diese noch durch tangentiale Teilungen.

In der Hauptsache denselben Aufbau hat die äußerst regelmäßige und zierliche Ballia (s. ARCHER). Beide Formen erinnern unverkennbar an Desmarestia.

Von den Plumarien aus sind auch diejenigen Ptiloten verständlich, welche CRAMER als Pterota zusammenfaßte. Alle Einzelheiten des Aufbaues hat CRAMER mit großer Sorgfalt beschrieben, ich muß auf seine Ausführungen verweisen und bemerke nur, daß die Ptilota serrata Ktz. (Pterota Cramer) und ihre Verwandten fast blattartig gefiedert erscheinen (Fig. 363, *2*). Diese breiten Sprosse resultieren aus einem sehr dichten Zusammenschluß von Kurz- und Langtrieben, welche in ihrer Verzweigung denjenigen von Plumaria entsprechen. Dazu kommt eine dichte Berindung, die wieder von Basalzellen der Zweige verschiedener Ordnung ausgeht.

Antithamnion. Andere Ptilota-Arten (z. B. Pt. plumosa) werden leichter verständlich, wenn wir erst einmal einige andere Formen betrachten. Die von NÄGELI als Pterothamnion bezeichneten Antithamnion-Arten sind wie Plumaria in einer Ebene verzweigt. Ähnlich wie Plumaria entwickelt (nach NÄGELI) auch Pterothamnion die beiden opponierten Seitensprosse nicht gleichzeitig, sondern sukzedan. Später freilich stellen die beiden Äste eines Paares vielfach völlig gleich gestaltete Kurztriebe dar (Fig. 363, *3*). In bestimmten Abständen aber tritt in einem der zweigliederigen Wirtel an Stelle eines Kurztriebes ein Langtrieb und zwar so, daß die Langtriebe auf den beiden Flanken der Hauptstämme und Äste regelmäßig alternieren (Fig. 363, *3*). Unter diesen Umständen kann man mit NÄGELI diejenigen Gliederzellen, welche Langtriebe produzieren, Knoten, die zwischenliegenden Internodien nennen. Aus den Knotenzellen, gelegentlich auch aus Internodialzellen, entspringen speziell bei Antith. Plumula noch kurze, wenigzellige Zweiglein senkrecht zur Verzweigungsebene der Hauptsprosse (*a* in Fig. 363, *4*).

Bei allen sog. Pterothamnien herrscht die Neigung der Langtriebe, die Mutterachse zu überflügeln, deshalb erhalten die Sproßsysteme häufig einen dichotomen Habitus.

Die Hauptsprosse anderer Antithamnien (z. B. A. cruciatum) sind nicht mehr in einer Ebene verzweigt. Die an einer Gliederzelle entspringenden Zweigpaare — Kurz- oder Langtriebe — sind mit den nächst unteren oder oberen gekreuzt. Dadurch nähert sich die erwähnte Art den batrachospermoiden Formen um so mehr, als nach NÄGELI neben zweigliederigen auch vierzählige Wirtel entstehen können, welche sukzedan gebildet werden. Der erste Wirtelast kann zum Langtrieb auswachsen.

Das sind die üblichen Formen von Antithamnion; über Abweichungen, welche äußere Faktoren an ihnen oft in ganz erheblicher Weise hervorrufen, berichten wir auf Grund BERTHOLD'scher Befunde in einem späteren Abschnitte.

Hier mag noch bemerkt sein, daß Antithamnion wie auch viele der vorerwähnten Arten kriechende Achsen besitzen, von welchen sich erst die Sprosse erheben, welche wir beschrieben haben (vgl. Fig. 362).

Die Befunde an den Wirtelästen von Antithamnion cruciatum, sowie die kurzen Sprößchen (*a* Fig. 363), welche bei Ant. Plumula zur Ver-

zweigungsebene gekreuzt stehen, leiten nun hinüber zu den berindeten Ptiloten vom Typus der Pt. plumosa, welche NÄGELI und namentlich CRAMER sehr ausführlich beschrieben haben.

Ptilota plumosa (Fig. 364, *1*) bildet Sproßsysteme wie Plumaria; die opponierten Äste, welche ungleichartig entwickelt sind, kehren hier wieder (Fig. 364, *2*), und ebenso wie dort sorgen die basalen Zellen der Kurz- und Langtriebe für Berindung (*r* Fig. 364, *2*, *3*). Diese wird aber noch auf andere Weise verstärkt. An jeder Gliederzelle, welche opponierte Seitensprosse trägt, entwickeln sich senkrecht zur Verzweigungsebene (in der Figur nach *Ptilota.*

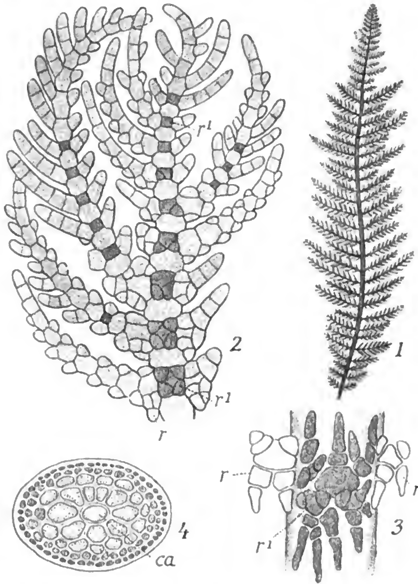


Fig. 364. *Ptilota plumosa* n. CRAMER u. KÜTZING. *1* Habitusbild. *2* Sproßspitze. *3* Stück eines Sprosses mit Berindungszellen. *4* Querschnitt eines Sprosses. *ca* Zentralachse. *r*, r^1 Rindenzellen verschiedener Abstammung.

vorn und hinten) kurze Vorstülpungen, welche durch eine Längswand als Zelle abgeschnitten werden (r^1 Fig. 364, *2*, *3*). Die neuen Gebilde entsprechen genau den kurzen Zweiglein, auf welche wir schon bei Antithamnion Plumula aufmerksam machten (*a* Fig. 363, *4*); sie wachsen aber nicht zu langen Zweigen aus, sondern bleiben kurz und scheiden erst gegen die Basis, dann gegen die Spitze des Astes zu durch schräge Wände

vier um ein Zentrum gelagerte Zellen ab (r^1 Fig. 364, *2*). Von diesen gehen nach allen Richtungen (Fig. 364, *3*) kurze Zellfäden aus und schließen mit den oben genannten Fädchen, welche aus den Basalzellen der Äste entspringen, zu einer dichten Rinde zusammen. Letztere wächst noch weiter durch tangentiale Teilungen der beteiligten Zellen und wird so zu einer dicken, mehrzelligen Lage, welche die Langtriebe umschließt (Fig. 364, *4*). Die äußersten Spitzen derselben sowie die Kurztriebe pflegen der Berindung zu entbehren. Es ist ziemlich deutlich, daß die eben besprochene Form von solchen mit viergliederigen, vollentwickelten Astwirteln abzuleiten ist. Ein Zweigpaar an jedem Knoten ist normal geblieben, das andere, mit ihm gekreuzte aber ist reduziert und funktioniert nur noch als Rindenbildner.

Aus dem, was hier und weiter oben berichtet wurde, dürften auch andere Formen wie Euptilota, Rhodocallis u. a. verständlich sein, prinzipiell neues bieten sie nicht und können deshalb übergangen werden. Nur mag noch ausdrücklich betont sein, daß alle hier behandelten und hierher gehörigen Formen mit einer Scheitelzelle wachsen. Meistens steht die Wand, welche ein Segment abgliedert, senkrecht zur Längsachse des sie tragenden Sprosses, doch kommen nicht wenige Fälle z. B. bei Rhodocallis Kütz. vor, in welchen die fraglichen Wände in der Verzweigungsebene abwechselnd gegen die Kanten des Thallus geneigt sind. Die entstehenden schiefen Segmente produzieren dann den ersten Ast immer aus der längeren Seitenwand.

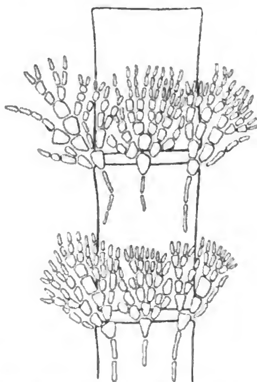


Fig. 365. *Crouania gracilis* n. Agardh.

Bonnemaisonia.

In ihrem vegetativen Aufbau stehen den Ptilota-Arten auch die meisten Bonnemaisoniaceen sehr nahe, unter denen Bonnemaisonia asparagoides von Cramer mit der an ihm gewohnten Gründlichkeit untersucht worden ist.

Die Sprosse der verschiedenen Vertreter pflegen in einer Ebene verzweigt, gerundet oder meist abgeflacht zu sein. Bei Bonn. asparagoides finden sich Langtriebe, welche mit zahlreichen Kurztrieben zweizeilig besetzt sind. Bei anderen Formen (Delisea usw.) liegen die Dinge ähnlich.

Die Langtriebe endigen mit einer Scheitelzelle, welche durch alternierend schräg-gestellte Wände keilförmige Segmente produziert, aus dem dickeren Teile des Segmentes treten die primären Seitensprosse hervor, die demnach auch alternierend zweizeilig sind; späterhin können sekundäre Seitensprosse den primären opponiert entstehen. Die Primanäste werden nach Cramer stets zu Kurztrieben, die Sekundanäste aber zu Langtrieben oder zu Kurztrieben, die dann zum Teil fertil sind.

Bei Bonnemaisonia findet eine Berindung der primären Achsen statt, die ganz an Ptilota-Arten, besonders an Euptilota, erinnert. Bezüglich der zu diesem Zweck eingeleiteten Teilungen verweise ich auf Cramer. Die ganze Berindung entspricht gestauchten Wirtelästen. Das gibt sich nicht bloß in den Teilungsfolgen, sondern auch in der Lage der primären Tüpfel zu erkennen.

Im Verwandtschaftskreise der Ceramiaceen gibt es nur wenige Formen mit wirteliger Aststellung, wie wir sie bei den Batrachospermen usw. so

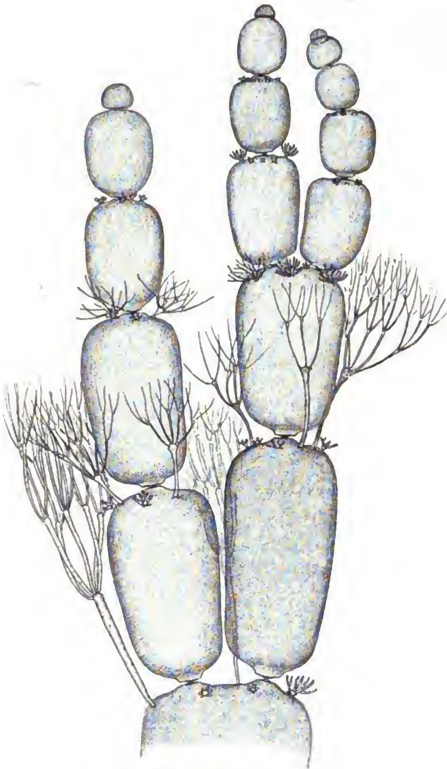


Fig. 366. *Griffithia spec.* Orig.

zahlreich fanden. Immerhin sind in Halurus, Crouania u. a. einige Vertreter dieses Typus gegeben. Unter Hinweis auf AGARDH's etwas schematische Abbildung der Crouania (Fig. 365) erwähne ich dieselben nur, um andere eigenartigere Formen daran anzureihen.

Griffithia. Zunächst Griffithia. Die Vertreter dieser Gattung stellen derbe borstige Sprosse dar (Fig. 366). Die Zweigsysteme haben im Alter Gabelhabitus, wenn auch vielfach ursprünglich seitliche Verzweigung vorliegen mag. Sie bestehen aus ungemein großen, mit bloßem Auge häufig sichtbaren Zellen, welche in Reihen vor einander liegen. Die äußerlich sichtbare Gliederung kommt durch tonnenförmiges Aufgeblasensein der Gliederzellen zustande.

Vielfach ist eine Ähnlichkeit mit derben Cladophoren unverkennbar und diesen sind sie auch insofern analog, als die Zellen außerordentlich viele Kerne haben.

Ein Vergleich dieser Formen mit Crouania, Halurus, Antithamnion oder gar Batrachospermen mag auffallen, allein junge Sprosse zeigen, daß er unerläßlich ist; haben doch die aufgetriebenen Zellen (Fig. 366) vorübergehend Wirtel von Büschelästen, wie das Agardh u. a. schilderten. Außerdem zeigen sich regelmäßig Zweigwirtel bei Bildung der Fortpflanzungsorgane; welche denen anderer Ceramiaceen sehr ähnlich sind.

Auch bei anderen Vertretern unserer Familie, wie Ballia usw. tritt die Neigung, die Zellen der Hauptachsen zu vergrößern, deutlich hervor, allein nirgends ist die ganze Ernährungstätigkeit so sehr auf diese konzentriert und nirgends sind die Wirtel so hinfällig geworden wie bei Griffithia, und so sehe ich in ihr biologisch ein Seitenstück zu den Siphonocladiaceen, für welche ja auch in mancher Beziehung das Gleiche gilt.

Von Crouania usw. leiten sich aber weiter Ceramium (Microcladia, Carpoblepharis s. Okamura), Spyridia u. a. unter der Annahme her, daß die die Rinde dieser Formen konstituierenden Zellen als ein Komplex gestauchter Wirteläste können aufgefaßt werden.

Ceramium Die Ceramien sind buschförmige Algen von mittlerer Größe (Fig. 367, *1*). Die borstenförmigen, gabelig verzweigten Äste fühlen sich meistens etwas rauh an und fallen leicht durch die zangenartige Einkrümmung der jüngsten Zweigpaare auf. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man an den zarteren Formen (Fig. 367, *2*, *3*) den fast farblosen Achsenfaden, geringelt durch intensiv rot gefärbte kleinzellige Querbinden. Größere Arten lassen die Bänder zu einer kontinuierlichen Rindenschicht verschmelzen, durch welche die farblose axile Reihe kaum noch hindurchschimmert.

Die Sprosse wachsen mit einer Scheitelzelle, welche Scheibensegmente abgliedert (Fig. 367, *4* links). Die Verzweigung beginnt mit der Bildung einer gegen die Längsachse geneigten Wand, ihr folgt eine zweite schräg gestellte (Fig. 367, *4* rechts, *9*), welche entgegengesetzt geneigt ist, und alsbald wachsen auch die durch diese Wände abgeschnittenen Zellen zu neuen Sprossen aus, welche durch die Zelle *kn* (Knotenzelle nennt sie Cramer) gestützt werden. — Das ist der Verzweigungsmodus, den wir auch schon bei Nemalien, Cryptonemien, Cladostephus usw. kennen lernten, und hier wie dort bietet sich ein weiter Spielraum für Liebhaber, zu diskutieren, ob gabelige oder seitliche Verzweigung vorliegt.

Die aus der Scheitelzelle produzierten Gliederzellen schneiden an ihrem apikalen Ende durch uhrglasförmig geneigte Wände (vgl. Wrangelia) einen Kranz von etwa zehn mäßig großen Zellen ab (*pr* Fig. 367, *5*), die wir mit Cramer als primäre Rindenzellen bezeichnen können. Die Entstehung beginnt an derjenigen Seite einer Gliederzelle, welche vermöge der Sproßkrümmung die längere ist, und schreitet gesetzmäßig nach der entgegengesetzten vor. Fig. 367, *5* deutet das an, Cramer schildert die Vorgänge Zelle für Zelle.

Sind die primären Rindenzellen angelegt, so streckt sich die axile Gliederzelle, welche sie produzierte, meist recht erheblich, und zwar ist es

wie bei Wrangelia der untere Teil derselben, welcher verlängert wird; die Rindenzellen sitzen dann kranzartig am apikalen Ende der fraglichen Zelle, welche auch an Durchmesser und Wanddicke stark zunimmt.

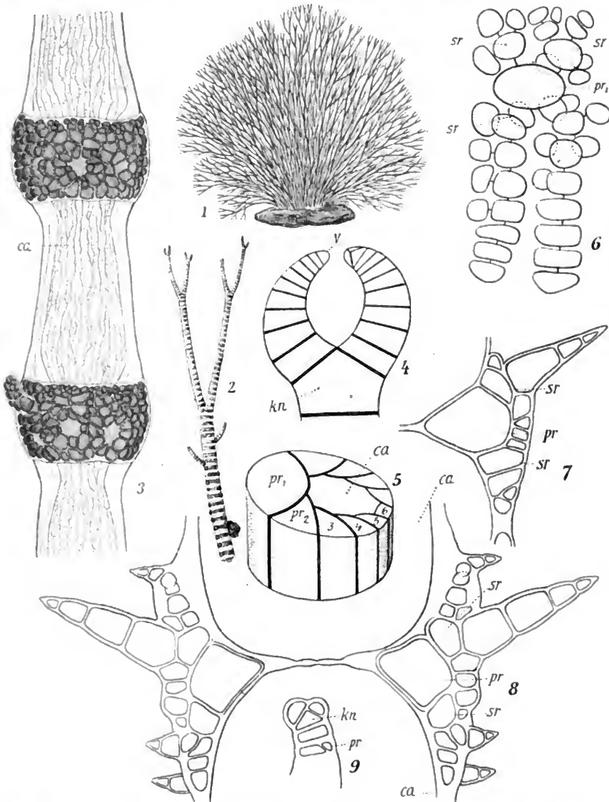


Fig. 367. *Ceramium* n. OKAMURA, CRAMER u. Orig. KUCKUCK. *1 C. clavulatum* Ag.; Habitus. *2 C.* (*Gongroceras*) *Delongchampsii;* Zweig mit „Adventivästen". *3 C. spec.;* Sproßstück. *4* Schema der Zweigbildung. *5* Schema für die Bildung der primären Rindenzellen. *6* Rindenzellgruppe von der Fläche gesehen. *7, 8* Längsschnitte durch eine Querbinde usw., etwas schematisiert. *9* Scheitel eines Langtriebes. *ca* Zentralachse. *kn* Knoten. *v* Scheitelzelle. *pr* primäre, *sr* sekundäre Rindenzelle.

Inzwischen entstehen aus jeder primären Rindenzelle wiederum durch schiefe Wände (man vergleiche auch Ptilota) vier sekundäre (*sr*) Zellen, die sich weiterhin etwa so verästeln, wie es Fig. 367, *6* von der Fläche gesehen wiedergibt. Im Längsschnitt resultieren Bilder wie in 367, *7*, *8*,

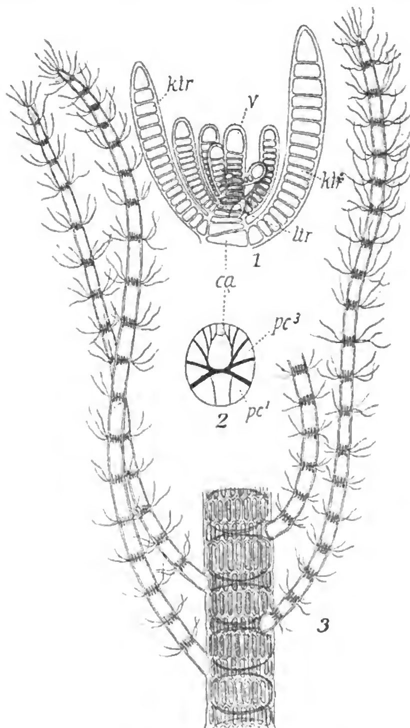


Fig. 368 n. Cramer u. Kützing. *1 Spyridia filamentosa;* Scheitel. *v* Scheitelzelle. *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb. *2* dies.; schematischer Querschnitt. *ca* Zentralachse. *pc* primäre Rindenzellen. *3 Spyridia villosiuscula.*

aus welchen die Teilungsfolgen hinreichend ersichtlich sein dürften; aus ihnen geht wiederum hervor, daß in den Gebilden, welche wir besprechen, gestauchte Wirteläste vorliegen. Die aus je einer primären Rindenzelle hervorgegangenen Komplexe schließen durch seitliche Berührung zu den

oben erwähnten Binden zusammen und diese umgreifen auch (Fig. 367, *8*) die Basis der nächst oberen axilen Gliederzelle.

Wo nur relativ schmale Binden auftreten (wie in Fig. 367, *3*), wachsen die oberen und unteren Zellen der Rinde annähernd gleichmäßig, wo aber die axilen Zellen ganz überdeckt werden, vermehren sich die basalwärts gekehrten Teile eines Rindenringes stärker (Fig. 367, *6*) und schließen so an die Elemente der nächst unteren Querbinde an.

Bei gewissen Ceramium-Arten wachsen einzelne Rindenzellen von bestimmter Lage zu wenigzelligen Stacheln (Fig. 367, *6*, *7*) aus, bei vielen Arten können sich auch zahlreiche Rindenelemente zu Haaren verlängern, und endlich (Fig. 367, *2*) wachsen gelegentlich primäre Rindenzellen zu normalen Zweigen aus. Diese mit CRAMER als Adventiväste zu bezeichnen, liegt kein Grund vor, wie mir scheint; es wird, wie so häufig, ein Kurztrieb zum Langtrieb.

Spyridia produziert am Scheitel (Fig. 368, *1*) aus jeder Gliederzelle der zunächst monosiphonen Hauptachsen Seitensprosse, welche nach $^5/_{13}$ geordnet sind. Die meisten von diesen werden zu Kurztrieben, nur der sechste oder siebente Sproß wird jedesmal zum Langtrieb. Die Kurztriebe eilen den letzteren zunächst in der Entwickelung voran (Fig. 368, *1*); sie sind relativ dünn, fast haarartig, unverzweigt und nur partiell berindet (Fig. 368, *2*). Dazu kommt, daß sie sehr hinfällig sind, doch können sie nach CRAMER aus ihrer Basis von neuem austreiben. Die Langtriebe sind nach dem Muster der Ceramien ganz berindet. *Spyridia.*

Spyridia zeigt in diesem Aufbau schon mancherlei Ähnlichkeit mit den Rhodomeleen.

3. Delesseriaceae.

Die Delesseriaceen sind fast alle flache, breite, aber dabei meist zarte Formen. Vermöge ihrer gewöhnlich rein roten Färbungen sind die nicht seltenen Vertreter der Gruppe recht auffällig und fehlen demgemäß kaum in einer Sammlung, nicht einmal derjenigen von Laien. Die Familie gliedert sich in zwei Gruppen, die Delesserieen und die Nitophylleen. Erstere besitzen scharf ausgeprägt eine Mittelrippe, sie gleichen vielfach gestielten und gerippten Blättern (Fig. 369), aber auch den Thallomen von Haliseris, Fucus usw. (Fig. 370). Die Nitophylleen (Fig. 375) lassen Rippenbildung fast niemals erkennen, die Gewebeelemente erscheinen gleichförmig, zu relativ großen Flächen von geweihartigen oder auch einfacheren Umrissen vereinigt.

Die Delesserien haben ein typisches Scheitelzellwachstum. Die Kenntnis der Teilungs- und Entwickelungsvorgänge bei ihnen verdanken wir in erster Linie den Arbeiten NÄGELI's aus den Jahren 1845—1847. Später haben KNY, WILLE, CRAMER, KARSTEN, GOEBEL, REINKE, BERTHOLD, FALKENBERG im Einzelnen Ergänzungen geliefert. *Delesserieen.*

Betrachtet man einen mäßig breiten Thallus einer Delesseriacee, wie er in Fig. 371, *4* wiedergegeben ist, von der Fläche, so erkennt man unschwer in der Mitte eine zentrale Achse (*ca*), daneben beiderseits je eine Zellreihe von gleicher Länge und von diesen ausgehend fiederförmig verlaufende Zellreihen, die in den Figuren durch Schraffierung deutlicher gemacht sind.

Nägeli und Schwendener haben nun unter Hinweis auf das Schema (Fig. 371, 8) gezeigt, daß der Delesseria-Thallus aufzufassen sei als ein Komplex verwachsener Fäden. Der zentrale Achsenfaden entsendet in opponiert zweizeiliger Stellung Seitenäste, welche einseitig verzweigt sind (Zweige



Fig. 369. *Hydrolapathum sanguineum.* Orig.

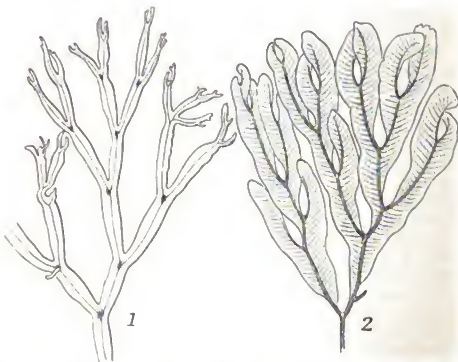


Fig. 370. *1 Caloglossa Leprieurii* n. Cramer. *2 Hypoglossum alatum* n. Kützing.

schräg nach abwärts gerichtet). Die Zelle *a* (Fig. 371, *8*) wäre die Scheitelzelle des primären Seitensprosses, die „Randzellen“ *r* diejenigen der sekundären. Alle diese Zellen sind als kongenital verwachsen zu betrachten (vergl. Fig. 371, *4*). Die aus einander hervorgehenden sind durch primäre Tüpfel verbunden, doch dürfte, nach verschiedenen Andeutungen in der Literatur zu schließen, auch sekundäre Verknüpfung stattfinden.

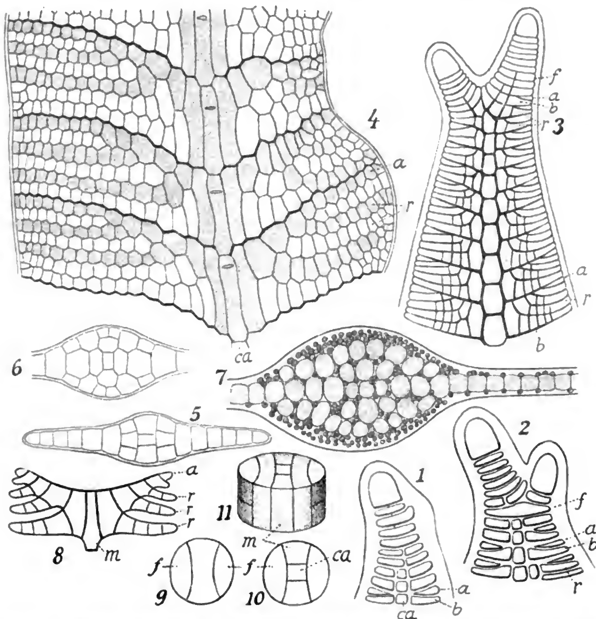


Fig. 371 n. Nägeli, Cramer u. Falkenberg. *1, 2, 3* Scheitel von *Caloglossa Leprieurii*, verschieden vergrößert. *4* Sproßstück von dems. *5, 6, 7 Delesseria Hypoglossum;* Querschnitt durch junge und alte Rippen. *8* Schema für die Verzweigung der den Thallus aufbauenden Fäden. *9, 10, 11* Querschnitte resp. Seitenansichten des Thallus von *Taenioma*. *ca* Zentralachse. *a* sekund. Scheitelzelle. *r* Randzellen. *m* Mittelzellen. *f* flächenbildende Zellen. *b* s. Text.

Daß obige Auffassung zu Recht besteht, zeigt die Entwickelungsgeschichte.

Der Scheitel der Delesseria, Caloglossa und anderer nahe verwandter Formen gleicht dem der Rhodomelaceen so sehr, daß (s. unten) man vielleicht geneigt wäre, beide Gruppen zu vereinigen, wenn nicht die Entwickelung der Gewebe aus ihm eine ganz andere wäre. Die kegel- oder kuppel-

förmige Scheitelzelle (Fig. 371, *1, 2*) gliedert flachscheibige Segmente durch eine meist etwas nach unten gebogene Querwand ab, und eine Betrachtung der Sprosse von der Fläche zeigt, daß jedes Segment durch zwei zur Fläche des ganzen Organes annähernd senkrecht stehende Längswände (Fig. 371, *1, 2*), welche sukzessive seitlich von der Mediane auftreten, in eine mittlere (*ca*) und zwei seitliche Zellen zerlegt wird (Fig. 371, *1*). Im Querschnitt präsentieren sich dieselben in der durch Schema 371, *9* angegebenen Weise.

Die mittlere der drei neben einander liegenden Zellen zerfällt durch zwei zur Laubfläche parallele Wände in drei Teile (*m, ca, m* Fig. 371, *10, 11*), und damit entsteht eine axile Zelle mit vier Perizentralen. Die zentrale Zelle mit den beiden zuletzt gebildeten Elementen (*m m*) stellt die erste Anlage der Mittelrippe dar, die beiden seitlichen (*f f*) lassen die meist einschichtige Thallusfläche entstehen. Wie das geschieht, ergeben Flächenansichten (Fig. 371, *1—4*). Die seitlichen Zellen werden durch eine gekrümmte Wand in eine kleinere (*a*) und eine größere (*b*) zerlegt. Die Zelle *a* verhält sich weiterhin wie eine Scheitelzelle, sie gliedert eine erhebliche Anzahl (sechs bis zehn und mehr) von Zellen ab, die im wesentlichen der erst abgetrennten (*b*) gleichen (Fig. 371, *3*). Schließlich stellt sie die Teilungen ein. Inzwischen sind in den *b*-Zellen senkrecht zur Thallusfläche Längswände aufgetreten, welche diese in Reihen zerlegen (Fig. 371, *3*), und dem gleichen Schicksal fallen auch schließlich die Scheitelzellen (*a*) anheim. So resultiert die in Fig. 371, *4* wiedergegebene Anordnung, die sich, wie auch die beschriebenen Teilungen, ohne weiteres auf Schema Fig. 371, *8* zurückführen lassen.

Die Enden der nach auswärts gerichteten Zellreihen führen den Namen Randzellen (*r*), von der Energie des Wachstums in ihnen hängt es ab, ob der Thallus breit wird oder schmal bleibt.

Die eigentliche Fläche desselben bleibt einschichtig, die Mittelrippe dagegen besteht aus einer größeren Anzahl von Zellen. Ihre Entwickelung schließt an die oben erwähnte zentrale Achse (*ca*) an, indem auch die rechts und links von dieser gelegenen Elemente durch Wände parallel der Fläche in drei zerlegt werden (Fig. 371, *5*). Weitere Teilungen folgen (Fig. 371, *6*) und schließlich resultiert ein dicker Streifen kompakter Zellen durch die ganze Länge des Laubes. Dieser wird vielfach noch verstärkt durch Hyphen, welche überall aus dem basalen Teile der Rippenzellen entspringen und sowohl zwischen diesen im Innern der Rippe als auch auf deren Oberfläche (Fig. 371, *7*) abwärts wachsen.

Mit dieser einfachen Rippe hat es bei Caloglossa u. a. sein Bewenden, bei Delesseria (Hydrolapathum) sanguinea, Hypoglossum alatum u. a. aber treten noch Seitennerven auf (Fig. 369, 370). Sie entstehen durch Teilungen in den Zellreihen, welche direkt von den Mittel- resp. Zentralzellen zu den sekundären Scheitelzellen (*a* Fig. 371, *4, 8*) verlaufen, d. h. sie entsprechen einer Seitenachse erster Ordnung in dem kongenital verwachsenen Fadensystem.

Die normale Verzweigung ist am übersichtlichsten bei Caloglossa Leprieurii u. a. zu erkennen. Hier treibt nahe der Scheitelzelle ein Segment eine Ausstülpung. Diese wird durch eine Wand abgegliedert und wächst zum neuen Sproß heran (Fig. 371, *1, 2*). Die Seitensprosse stehen alternierend auf den Flanken. Wo ein Seitenzweig entspringt, pflegen die Hauptsprosse etwas eingeschnürt zu sein (Fig. 370). Das letztere ist noch augenfälliger bei Karsten's Caloglossa amboinensis, bei welcher an einem Knoten mehrere Seitenäste entspringen. Delesseria alata u. a. verhalten sich der Cal. Leprieurii durchaus ähnlich, kleine Differenzen bestehen

insofern, als bald die jüngsten, bald etwas ältere Segmente oder deren Teile für die Bildung der Seitensprosse Verwendung finden.

Die eben geschilderte Normalverzweigung tritt aber besonders bei vielen Delesserien (Hypoglossum u. a.) völlig zurück, sie wird ersetzt durch oft recht zahlreiche Sprosse, welche oberflächlich auf dem Mittelnerven entspringen (Fig. 369) und mit ihren Flächen ebenso orientiert sind wie die Muttersprosse. Auch die Laubränder können (z. B. bei Delesseria alata nach WILLE) Äste produzieren, und schließlich berichtet WEBER VAN BOSSE, daß Sarcomenia Sprosse endogen aus der Mittelrippe hervorgehen läßt. Ob man hier unbedingt von Adventivästen reden muß, wie das meistens geschieht, lasse ich dahingestellt.

Sarcomenia weicht auch in einigen anderen Beziehungen von den Delesserien ab. Das Laub besitzt eine große Mittelschicht und auf dieser beiderseits eine kleinzellige Rinde. Die Fortpflanzungssprosse sind schmal und erinnern weitgehend an die vegetativen Sprosse des eigenartigen von FALKENBERG beschriebenen Taenioma. Man würde diese letztere Pflanze für eine Rhodomelee halten. Die Zweige sind fast gerundet, doch lassen die in Fig. 371, *11* wiedergegebenen Teilungen erkennen, daß man es hier entweder mit einer stark reduzierten oder mit einer primitiven Delesseriacee zu tun hat.

Die eigenartigsten Delesseriaceen dürften Claudea und Vanvoorstia sein, die man vielleicht in eine Gattung zusammenziehen darf. Die Claudea erscheint als ein in der

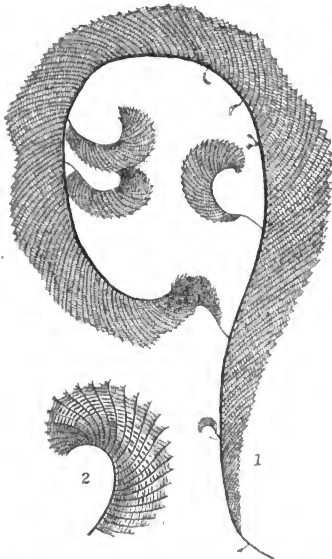


Fig. 372. *Claudea elegans*. Orig. *1* ganze Pflanze, nat. Größe. *2* junger Sproß, etwas vergrößert.

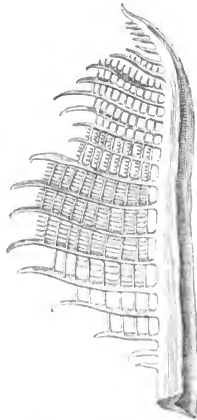


Fig. 373. *Claudea elegans* n. AGARDH. Stück eines jungen Sprosses.

Mittelrippe halbiertes Blatt, das netzartig durchbrochen und einseitig eingerollt ist (Fig. 372). Die Entstehung desselben geht aus AGARDH's (Fig. 373) leicht hervor. Ein schmaler, Delesseria-ähnlicher Sproß produziert aus einer seiner Flächen zahlreiche, annähernd rechtwinkelig abstehende Zweiglein in regelmäßigen Entfernungen. Diese aber lassen auf ihren Oberseiten wiederum regelmäßig gestellte Äste entstehen, welche alle mit ihrer Spitze die über ihnen befindlichen Sprosse auf der Unterseite berühren (Fig. 373 oben) und dann mit ihnen eine festere Verbindung eingehen (welcher Art?). Nachdem schon so ein Netzwerk hergestellt ist, wird dasselbe durch kleinere Sprosse vervollständigt, welche horizontal laufen und ebenfalls an die gegenüberstehenden älteren Maschen anschließen.

Aus dem Hauptstamm des Ganzen entspringen vielfach (Fig. 372) kleinere Sproßsysteme, welche ihre (relative) Hauptachse im allgemeinen der Basis des Ganzen zukehren und damit gegen diese eingekrümmt sind.

Nitophylleen. Die Nitophylleen sind wohl die einzigen Florideen, welche sich vorläufig nicht direkt, wie SCHMITZ selbst betont, auf ein System verwachsener Fäden zurückführen lassen, besonders deswegen nicht, weil überall interkalare Teilungen auch noch in älteren Regionen des Thallus nachweisbar sind.

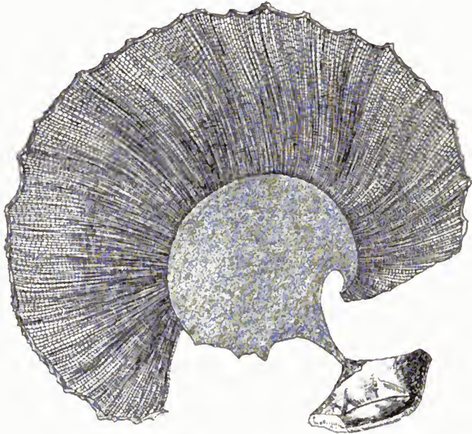


Fig. 374. *Martensia elegans.* Orig.

Einzelne Formen wie Opephyllum, Abroteia u. a. wachsen nach SCHMITZ ohne Scheitelzelle. Fast wie bei Porphyra u. a. werden überall in der einschichtigen durchaus gleichartigen Laubfläche interkalare Teilungen wahrgenommen; ähnliches dürfte auch für die Netzalge Martensia (Fig. 374) gelten, deren Aufbau im einzelnen wohl noch der Klärung bedarf. Vielfach kommen aber auch Formen mit deutlicher Scheitelzelle vor, z. B. führen die geweihartigen ein- oder wenigschichtigen Nitophyllen solche.

Kny und kurz darauf Reinke schilderten für Nitophyllum punctatum u. a. eine Scheitelzelle, welche etwas an diejenige von Dictyota erinnert (Fig. 375, *2*); die Teilung ihrer Segmente aber scheint mir doch noch auf Delesseria hinzuweisen, denn jene zerfallen zunächst in eine mittlere und zwei seitliche Zellen, die freilich später durch scheinbar völlig unregelmäßige interkalare Teilungen zerlegt werden. Für Nitophyllum laceratum zeichnen Nägeli und Schwendener die in Fig. 375, *3* wiedergegebene Scheitelzelle, die sich durch abwechselnd gegen einander geneigte Wände teilt. Die in den Segmenten sich abspielenden Teilungen sind scheinbar ganz regellose.

Hier müßte wohl eine vergleichende Untersuchung noch weitere Klarheit über die einzelnen Formen schaffen, welche auch das Verhalten der Jugendformen und das eventuelle Verschwinden der Scheitelzelle im frühen Alter berücksichtigte. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Beziehungen zu den Delesserien doch engere sind, als wir heute wissen, und möglicherweise liefert Delesseria sinuosa, die Schmitz als Phycodrys sinuosa Kütz. direkt zu den Nitophyllen stellen möchte, den Übergang. Wille hat die Form untersucht, ist aber wegen der Kompliziertheit der Teilungen nicht zu voller Klarheit durchgedrungen.

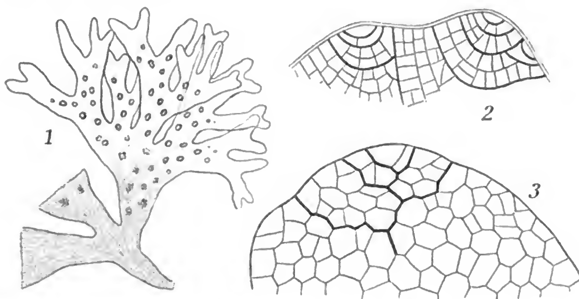


Fig. 375. *1 Nitophyllum punctatum* n. Kützing. *2* Scheitel von ders. n. Reinke. *3* Scheitel von *Nitophyllum laceratum* n. Nägeli u. Schwendener.

Bei letzterer Art sind Rippen vorhanden; Andeutungen solcher fehlen auch bei anderen Nitophyllen nicht ganz, und den Rippen ähnliche Verdickungen treten immer auf, wenn unsere Algen zur Bildung von Cystocarpien schreiten.

Aus den Angaben von Nägeli und Reinke ergibt sich, daß Rhodophyllis, die im übrigen in einen ganz anderen Verwandtschaftskreis gehört, doch im vegetativen Aufbau den Nitophylleen sehr nahe steht.

Nicht zur Familie der Delesseriaceen gehört auch Plocamium (Fig. 376); ich erwähne es trotzdem hier, weil es zahlreiche Anklänge an die eben behandelte Gruppe zeigt. *Plocamium.*

Plocamium coccineum bildet abgeflacht buschige Sproßsysteme (Fig. 376, *1*), welche sich meist von kriechenden Achsen erheben. Ob letztere primäre oder sekundäre Organe darstellen, übersehe ich nicht.

Die alle in einer Ebene verzweigten, abgeflachten Sprosse von Plocamium coccineum bilden scheinbar eine Hauptachse, welche abwechselnd auf jeder Kante etwa drei Sprosse über einander trägt, deren oberster am kräftigsten entwickelt ist (Fig. 376, *2*). Tatsächlich liegen aber, wie Nägeli zeigte, Sympodien vor. Der Gang der Ereignisse dürfte aus Fig. 376, *2* direkt ersichtlich sein, in welcher die zusammengehörigen Sproßsysteme durch den gleichen Ton bezeichnet sind.

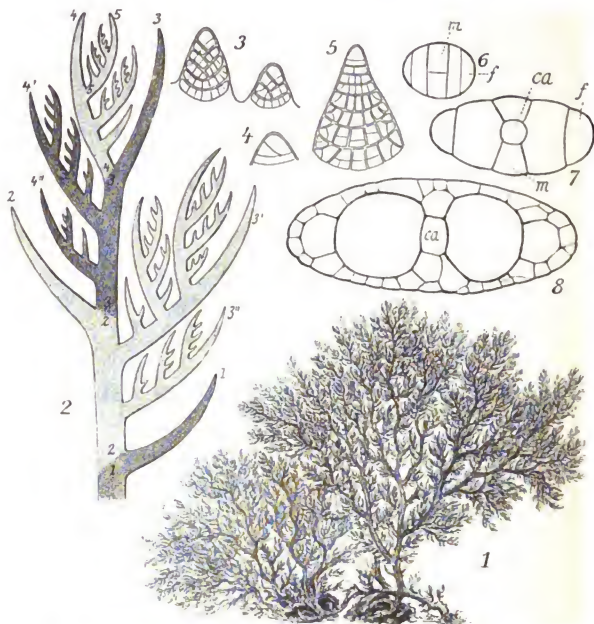


Fig. 376. *Plocamium coccineum.* *1* Habitusbild (doppelte Größe). Orig. *2* Zweigspitze n. Nägeli. *3*, *4* Scheitel von kleinen Seitenästen n. dems. *5* Scheitel eines längeren Sprosses n. dems. *6*, *7*, *8* Querschnitte durch verschieden alte Teile eines Sprosses. Orig.-Präp. Gruber. *ca* Zentrale Achse. *m* Mittelzellen. *f* Flächenzellen. Zahlen s. im Text.

Der mit *2—2—2* bezeichnete Trieb hat sukzessive die Seitensprosse *3"*, *3'* und *3* erzeugt; *3* aber hat die Spitze von *2*, die sich nicht weiter entwickelte, zur Seite geschoben und sich selbst in die Verlängerung gesetzt, er liefert seinerseits *4"*, *4'* und *4*. Letzterer beseitigt wieder die Spitze von *3* usw.

Die Sprosse von Plocamium besitzen nach Nägeli in den meisten Fällen Scheitelzellen wie die Delesserien (Fig. 376, *5*), dieselben teilen sich wie üblich

durch Querwände. Doch können diese Scheitelzellen an kleineren Seitensprossen resp. an solchen, welche bald das Wachstum einstellen, in andere übergehen, welche sich nach dem in Fig. 376, *3*, *4* gegebenen Schema durch schräge, abwechselnd nach rechts und links geneigte Wände zerlegen.

Die von den normalen Scheitelzellen abgegliederten Segmente zerfallen ähnlich wie bei Delesseria in eine mittlere und zwei seitliche (Rand-)Zellen und werden dann, wenigstens oberflächlich, so zerlegt wie Fig. 376, *5* ohne weitere Beschreibung angibt.

Was sich im Innern abspielt, verfolgte Ed. Gruber. Aus der mittleren Zelle (*m* Fig. 376, *6*) wird ziemlich rasch eine axile Zelle (*ca*), umgeben von perizentralen, herausgeschnitten (Fig. 376, *7*). An letztere stoßen Rand- oder Flächenzellen (*f* Fig. 376, *7*). Mit Ausnahme der zentralen Zelle zerfallen alle übrigen weiter, und zwar werden durch ungleiche perikline Teilungen kleinere Zellen an der Peripherie der größeren abgeschnitten (Fig. 376, *8*) und es bedeckt jetzt eine kleinzellige, assimilierende Rinde die Innenzellen. Erstere ist im Jugendstadium und von der Fläche betrachtet in Fig. 376, *5* dargestellt; sie wird später durch geringe Verschiebungen ziemlich regelmäßig sechseckig.

4. Rhodomelaceae.

Der Typus der Rhodomelaceengruppe ist gegeben durch einfache Polysiphonien (Fig. 377). Wie bei den Siphoneen auf den einfachen, ungegliederten Faden, bei den Ectocarpeen auf monosiphone Sprosse mit interkalarem Vegetationspunkt zurückgegangen werden muß, um die vielfach komplizierten Bildungen in jenen Gruppen zu verstehen, so liefern uns die Polysiphonia-Sprosse mit Scheitelzelle und Perizentralen den Ausgangspunkt für das Verständnis der äußerst mannigfaltigen, oft fast abenteuerlichen Formen unter den Rhodomelaceen. Ich folge hier im wesentlichen der umfassenden Monographie Falkenberg's und versuche aus ihr das Wichtigste wiederzugeben. Wenn ich einzelne Gattungen anders gruppiere als jener Autor, so geschieht das nur im Interesse einer, wie ich glaube, vereinfachten Darstellung. Die von Falkenberg gewählte systematische Anordnung soll damit nicht unter allen Umständen beanstandet werden, und wenn ich der von ihm gewählten Benennung und Umgrenzung der Gattungen ausnahmslos folge, so soll damit umgekehrt nicht gesagt sein, daß ich sie unter allen Umständen billige. Mir scheint fast, als habe er mit Schmitz eine etwas zu weit gehende Zerteilung der alten Gattungen vorgenommen, aber wenn einmal in einer so intrikaten Familie eine Ordnung hergestellt ist, soll man nicht ohne eingehende Kenntnis aller Formen Umstellungen vornehmen.

A. Radiäre Rhodomelaceen.

a. Lophothalia-Polysiphonia-Chondria-Reihe.

Den Aufbau dieser Gruppe wie der ganzen Rhodomelaceen verstehen wir, wie schon oben gesagt, am besten, wenn wir erst einmal eine einfache Polysiphonia betrachten, resp. den Aufbau eines einzelnen Zweiges von einfachen Arten klarlegen.

Polysiphonieen. Allgemeines. Die Polysiphonien und zahlreiche verwandte Formen bilden 10—20 cm hohe Büsche (Fig. 378), deren Äste bald straff aufgerichtet, bald mehr ge-

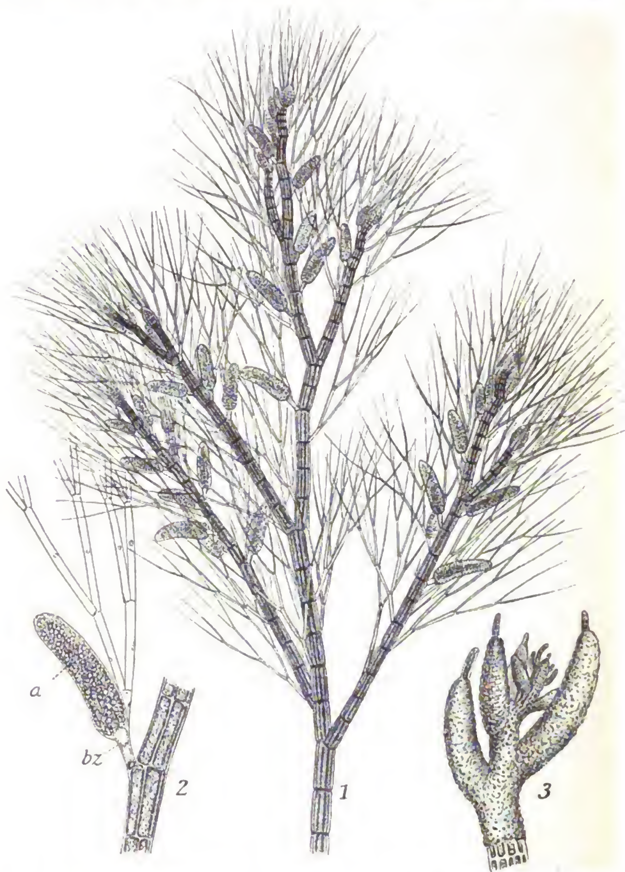


Fig. 377 n. THURET u. FALKENBERG. *1* Zweig von *Polysiphonia rhunensis* (mit Antheridienständen). *2* einzelner Antheridienstand von dems. *3* dass. von *Rhodomela subfusca*. *bz* Basalzelle. *a* Antheridienstand.

spreizt erscheinen. Ihren Namen erhielten sie, weil die Sprosse aussehen, als ob sie aus einer mehr oder weniger großen Zahl gleich langer Röhren zusammengesetzt seien (Fig. 377). Quer- und Längsschnitte lassen eine axile Zelle resp. Zellreihe erkennen, welche im einfachsten Falle durch einen einschichtigen Mantel von vier oder mehr perizentralen Zellen umgeben ist (Fig. 379, *2*). Da die perizentralen Zellen unter sich und auch mit der axilen Zelle gleiche Länge haben, resultiert ein Aufbau aus Etagen, der äußerlich schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar ist (vgl. verschiedene der folgenden Figuren).

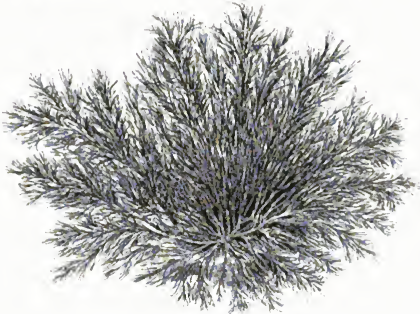


Fig. 378. *Polysiphonia rhunensis* n. Thuret.

Die Spitze aller Langtriebe krönt (Fig. 380) eine schwach gefärbte Scheitelzelle mit dichtem Plasmainhalt, welche durch annähernd quer gestellte Wände scheibenförmige Segmente abgliedert. Die Segmentscheiben strecken sich nicht bloß, sondern sie erfahren auch Längsteilungen in der Weise wie Fig. 379, *4* angibt. Zuerst entsteht die gekrümmte Längswand *1—1*, dann bilden sich sukzessive die antiklinen Wände *2—2* und *3—3*; erst zuletzt wird durch die Wand *4—4* die axile Zelle von der letzten perizentralen abgeschnitten. So verlaufen die Dinge im einfachsten Falle. Aber auch wenn die Perizentralen zahlreicher sind, spielt sich der Teilungsprozeß analog ab. Fig. 379, *5* ergibt ohne Kommentar die Teilungsfolgen in einem noch nicht völlig geteilten Segment.

Die Vorgänge bei Polysiphonia haben eine frappierende Ähnlichkeit mit denjenigen bei Ceramium, Spyridia und auch bei Wrangelia, es ist denn auch nicht zweifelhaft, daß auch hier in den Perizentralzellen sukzedan entwickelte, aber gestauchte Wirteläste vorliegen, mit dem einzigen Unterschiede, daß bei Polysiphonia von Anfang an die axilen Zellen der ganzen Länge nach bedeckt werden, was ja bei Ceramium und Spyridia nicht der Fall ist. Diese Auffassung der Dinge, die zuerst klar von Schmitz ausgesprochen wurde, nachdem schon Nägeli die Vorgänge studiert hatte, wird bestätigt durch die Anordnung der primären Tüpfel. Solche sind vorhanden einmal in den Querwänden, welche die axilen Zellen von einander trennen (Fig. 379, *1*) und außerdem in den Längswänden, welche der Achse und den umgebenden Perizentralen gemeinsam sind. In den radialen Wänden, mit welchen die Perizentralen an einander stoßen, finden

sich Tüpfel ebensowenig wie in den Querwänden, die zwei Etagen von Perizentralen trennen. Diese aus Schema 379, *1* und Fig. 379, *3* leicht ersichtliche Verteilung der Tüpfel entspricht genau der oben gegebenen Auffassung von der Wirtelnatur jener Zellen.

Die Anordnung der primären Tüpfel entspricht aber nicht den Anforderungen an eine ausgiebige Stoffleitung und Festigung; diesem Mangel wird indes durch Anlegung der eigenartigen sekundären Tüpfel Rechnung getragen, die K. ROSENVINGE zuerst beschrieb, die FALKENBERG dann bei

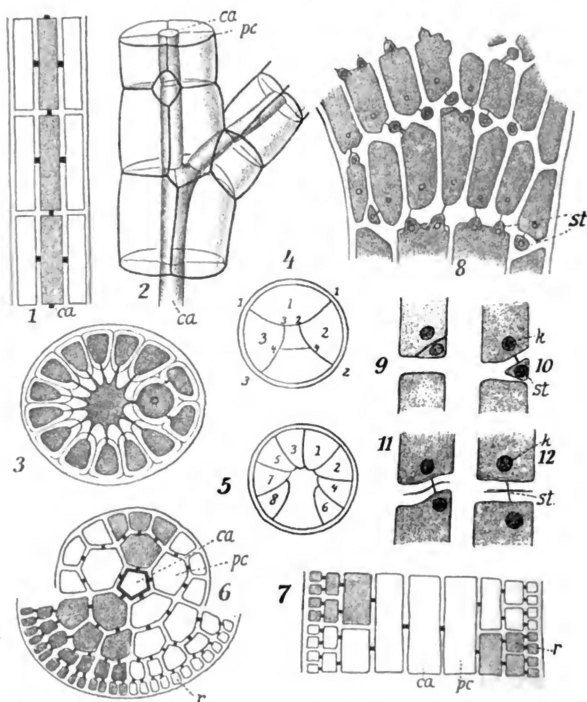


Fig. 379 n. FALKENBERG. *1* schematischer Längsschnitt eines *Polysiphonia*-Sprosses. *2 Polysiphonia sertularioides;* Sproßstück. *3* Querschnitt eines Sprosses von *Pol. fastigiata.* *4*, *5* Schemata der Längsteilung in den Gliederzellen der Achsen. *6* Querschnitt, *7* Längsschnitt (schematisch) von berindeten *Rhodomeleen*-Sprossen. *8* Seitenansicht eines Zweiges von *Pterosiphonia;* Perizentralen mit sekundären Tüpfeln. *9*—*12* Entstehung der sekundären Tüpfel bei *Polysiphonia violacea.* *ca* Zentrale Achse. *pc* Perizentralen. *r* „Rinde". *st* sekundäre Tüpfel. *k* Kern.

zahlreichen Formen fand. Massee scheint schon Andeutungen davon gesehen zu haben. Durch sie werden die Vertikalreihen der Perizentralzellen, also die Glieder verschiedener Wirtel mit einander verknüpft (Fig. 379, *8*). Der Prozeß beginnt damit, daß der Kern einer Perizentrale gegen deren Basis wandert, hier teilt er sich und alsbald wird durch eine schräge Wand (Fig. 379, *9*) ein Zipfel abgeschnitten, in welchem der eine Kern liegt. Die neu entstandene Wand verdickt sich (wohl unter Schleimbildung), ein Tüpfelkanal wird zwischen Mutter- und Tochterzelle sichtbar und letztere schiebt sich immer mehr gegen die unter ihr liegende Perizentralzelle vor (Fig. 379, *10*), um sie schließlich zu berühren und dann mit ihr durch Membranauflösung zu verschmelzen (Fig. 379, *11*). Nach dem Gesagten muß jede Perizentrale nach Ablauf der geschilderten Ereignisse zwei heterogene Kerne enthalten, die schließlich in symmetrischer Stellung, einer im oberen und einer im unteren Ende der Zelle zu finden sind. Wo in den auf einander folgenden perizentralen Ringen die Zellenzahl ungleich ist, können auch mehrfache Vertüpfelungen an derselben Zelle erfolgen (Fig. 379, *8*).

Man kann die Perizentralen als Rinde bezeichnen — im Gegensatz zu der axilen Zellreihe. Diese Rinde nun kann verstärkt, oder (nach der üblichen Ausdrucksweise) der Sproß kann berindet werden durch zahlreiche kleinere Zellen, welche auf deren Außenseite auftreten. — Der Prozeß beginnt damit, daß aus dem äußeren Bezirk einer Perizentrale mehrere kleinere Zellen herausgeschnitten werden, welche dann ihrerseits weitere anti- und perikline, sowie Querteilungen erfahren. Die Figur resp. das Schema 379, *6*, *7* zeigt das ohne weiteres. Aus ihr ist auch die Tüpfelanordnung ersichtlich und diese ergibt wieder, daß man es hier mit einem System gestauchter Sprosse zu tun hat, deren kleine Endzellen, wie in so vielen früher besprochenen Fällen, das Assimilationssystem darstellen. — Solche Berindung setzt bei manchen Polysiphonia-Arten ein, ebenso bei zahlreichen anderen Gattungen anderer Gruppen, wie Bostrychia, Rhodomela, Chondria usw., die uns später noch beschäftigen werden.

In anderen Fällen kommt eine Berindung durch Hyphen vor, durch sie sind u. a. zahlreiche Lophothalieen ausgezeichnet. Am basiskopen Ende der Perizentralen werden durch schiefe Wände kleine Zellen abgeschnitten, welche dann zu langen Fäden auswachsen. Die Umhüllung ist verschieden dicht. Sie erinnert natürlich an Callithamnien, Batrachospermen usw. Das geht so weit, daß z. B. auch bei Lophothalia aus den Berindungshyphen kurze abstehende Adventiväste entspringen können.

Auch innere Hyphen kommen vor.

Die Scheitel der Rhodomelaceensprosse sind auch dann ähnlich gebaut, wenn die spätere Ausgestaltung des Thallus stark differiert. Demnach verläuft auch die Verzweigung bei ziemlich zahlreichen Gattungen ähnlich. Sie beginnt damit, daß das jüngste oder doch eins der jüngsten Segmente unter Teilung des Zellkernes eine Papille vorstreckt (Fig. 380, *2*), welche dann durch eine zur Längsausdehnung der Papille annähernd senkrechte Wand abgegliedert wird (Fig. 380, *1*). Die Wände, welche ein astbildendes Segment von der Scheitelzelle trennen, stehen vielfach schief zur Längsachse des Hauptsprosses, sodaß das Segment selber ungleichseitig wird; und Rosenvinge, später Falkenberg haben darauf aufmerksam gemacht (Fig. 380, *2*), daß die schräge Lage der Trennungswand zwischen Segment und Scheitelzelle bereits durch die Stellung der karyokinetischen Figur bestimmt sei, denn die Kernspindel hat bereits eine von der Längsachse des ganzen Organes abweichende, schiefe Stellung, und demnach sind auch die aus ihr entstehenden Schwester- resp. Tochterkerne

von Anfang an so orientiert wie Fig. 380, *2* andeutet. Die Wand entsteht natürlich senkrecht zur Verbindungslinie dieser beiden Kerne.

Über die Weiterentwickelung der einzelligen Organanlagen soll später berichtet werden. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, daß fast immer eine bestimmte Beziehung zwischen Perizentralen und Seitensprossen erkannt werden kann. Erstere entstehen normalerweise in unserer Gruppe später als die letzteren. Bei den Lophothalien usw. steht die Wand, welche die erste Perizentrale abschneidet, stets unter der jungen Sproßanlage (Fig. 380, *4*), in genauer Übereinstimmung mit Spyridia; bei Polysiphonien und fast allen anderen Rhodomelaceen aber tritt das Seitenorgan an der Grenze zweier Perizentralen hervor (Fig. 380, *3*), demnach muß die Teilungsfolge, wenn ich FALKENBERG recht verstehe, die im Schema wiedergegebene sein. Ob Übergänge zwischen beiden Modalitäten vorhanden sind, übersehe ich nicht ganz; möglich wäre das, da FALKENBERG für Lophocladia angibt, daß auf jugendlichen Stufen die erste Perizentrale genau unter dem Seitensproß steht, daß später aber, infolge von starkem Wachstum dieser Perizentrale, die älteren Seitensprosse über ein Interstitium zwischen zwei Perizentralen zu liegen kommen.

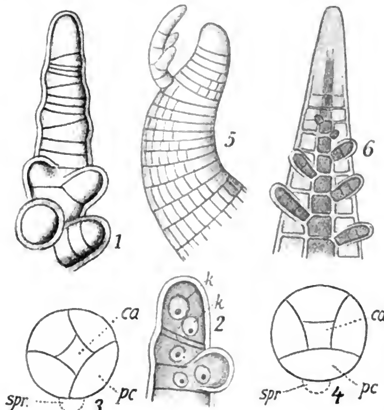


Fig. 380 n. FALKENBERG u. Orig. *1 Tolypocladia glomerulata*; Scheitel. *2 Polysiphonia elongata*; Scheitel. *k* Kerne. *3, 4* Schemata f. d. Sproßinsertion. *spr* Seitensproß. *ca* Zentrale Achse. *pc* Perizentralen. *5 Polysiphonia fruticulosa*; Scheitel. *6 Ctenosiphonia hypnoides* mit endogenen Seitenachsen.

Daß die Bildung der Perizentralen überhaupt in der Nähe der Seitenorgane beginnt, zeigt besonders gut Fig. 380, *5*. Hier ist auch ersichtlich, daß etwaige „sterile" Segmente sich genau so verhalten, wie das über ihnen stehende fertile, und daß außerdem gelegentlich schon Perizentralteilungen einsetzen können, ehe ein Seitenorgan entstanden ist. Der Platz, welchen dasselbe einnehmen wird, ist bereits durch solche Längsteilungen im voraus bestimmt.

An diese exogene Entstehung der Seitenorgane reiht sich nun bei manchen Formen eine endogene, die bereits bei den Lophothalieen gelegentlich auftritt, bei nicht wenigen anderen Gattungen aber (Ctenosiphonia, Cliftonaea usw.) wiederkehrt. Die von der Scheitelzelle abgegliederten Segmente bilden in diesem Falle zunächst ganz normal ihre Perizentralen aus, und erst wenn dieser Prozeß beendet ist, geht aus den axilen Zellen an deren oberen Ende eine Ausstülpung hervor (Fig. 380, *6*), welche, durch eine schräge Wand abgeschnitten, sich zum Seitenast entwickelt. Derselbe

muß sich natürlich zwischen den Perizentralen hindurchzwängen; er selber bildet wohl immer erst Perizentralzellen aus, wenn und soweit er über die gleichnamigen Zellen des Muttersprosses hervorgehoben ist.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen der endogenen und exogenen Verzweigung ist wohl kaum zu statuieren. Wir zeigten schon für Spyridia auf Grund CRAMER'scher Angaben, daß dort die Langtriebe weit später entwickelt werden als die Kurztriebe, und wenn auch die erstgenannten Organe bei jener Gattung noch vor Beginn der Rindenbildung entstehen, so ist doch bei anderen Gattungen eine weitere Zurückverlegung derart nicht ausgeschlossen, daß erst die Rindenwirtel entstehen und dann die langen Seitensprosse.

FALKENBERG betrachtet die Verzweigung der Rhodomelaceen als einen Prozeß, der in dieser Gruppe neu entstanden ist und der mit der Wirtelverzweigung der übrigen Florideen nichts zu tun hat, und zwar deswegen, weil die Zahl der Perizentralen in allen Segmenten konstant bleibt, gleichgültig ob an denselben ein Seitensproß entsteht oder nicht. Der Schluß, welcher sich auch mit der SCHMITZ'schen Auffassung von der Fadenstruktur der Florideen schwer vereinigen läßt, dürfte nicht ganz zwingend sein. Thuretella z. B. produziert (vgl. S. 569 ff.) aus jeder Gliederzelle der Hauptsprosse (wenigstens in den älteren Regionen der Pflanze) einen viergliederigen Wirtel von Kurztrieben. Einzelne Gliederzellen tragen dazu als fünftes Seitenorgan einen Langtrieb. Man braucht sich hier nur die vier verzweigten Wirteläste auf vier Perizentralen reduziert zu denken und man hat die Vorgänge bei Polysiphonien.

Die Anlagen der Seitenorgane weisen, wie schon NÄGELI richtig erkannte, eine schraubige Anordnung auf, häufig ist eine Divergenz von $^1/_4$, doch kommen auch andere, z. B. $^1/_5$ oder $^2/_7$, $^2/_5$ usw. (vgl. Fig. 381 u. 382) vor. Am nämlichen Sproß können gewisse Abweichungen vorkommen; es gibt einerseits Fälle, in welchen die jugendlichen Anlagen von Anfang an nicht genau der Regel entsprechend auftreten — darauf hat zuletzt SECKT hingewiesen — andererseits vollziehen sich durch differentes Wachstum der Perizentralen sekundäre Verschiebungen, Torsionen usw., die indes wohl niemals sehr erheblich werden.

In gewissen Fällen (Fig. 381, *1*) produziert jedes von der Scheitelzelle gelieferte Segment die Anlage eines Seitenorganes, doch ist das keineswegs Regel, im Gegenteil bleiben sehr häufig die Segmente astlos. Zweigbildende und zweiglose Segmente wechseln dann entweder regelmäßig mit einander ab oder es folgen Segmente beiderlei Art unregelmäßig auf einander (Fig. 382). Auch im letzten Falle wird die gesetzmäßige Anordnung der Seitenorgane dadurch nicht oder nicht nennenswert beeinflußt. Die Glieder behalten ihre Divergenzen, mögen sie unmittelbar auf einander folgen oder durch „sterile“ Segmente getrennt sein.

Die Spiralstellung der Seitenorgane bei den Florideen wird von den meisten Autoren, welche diese Dinge untersuchten (NÄGELI, BERTHOLD, KNY, ROSENVINGE, FALKENBERG u. a.), auf innere Ursachen zurückgeführt. SCHWENDENER dagegen machte hier in derselben Weise wie bei den Phanerogamen Kontakte als mechanische Ursache für die Stellung verantwortlich; ihm hat neuerdings SECKT sekundiert. Die so oft und bis in die neueste Zeit ventilierte Frage hier in extenso aufzurollen, scheint mir nicht angezeigt zu sein. Ich finde weder in SCHWENDENER's noch in SECKT's Ausführungen einen zwingenden Beweis für die Kontakttheorie bei den Florideen, glaube vielmehr, daß die oben genannten Autoren mit ihrem Widerspruch im Recht sind. Die gewichtigsten Gegengründe scheint mir zuletzt FALKENBERG

vorgebracht zu haben, wenn er darauf hinwies, daß in Scheiteln, wie ihn Fig. 380, *1* wiedergibt, von Druck- und Kontaktwirkungen nicht die Rede sein könne. Bei der Länge des Scheitels ist eine Druckwirkung von außen seitens der älteren Organe unmöglich und ebensowenig ist ersichtlich, wie durch Druckverhältnisse im Innern die schiefe Stellung der Kernspindel und später der Querwand erklärt werden könnte.

Wir betonten schon oben, daß die in schraubiger Anordnung entwickelten Seitenorgane ursprünglich alle völlig gleich sind, später erst tritt eine

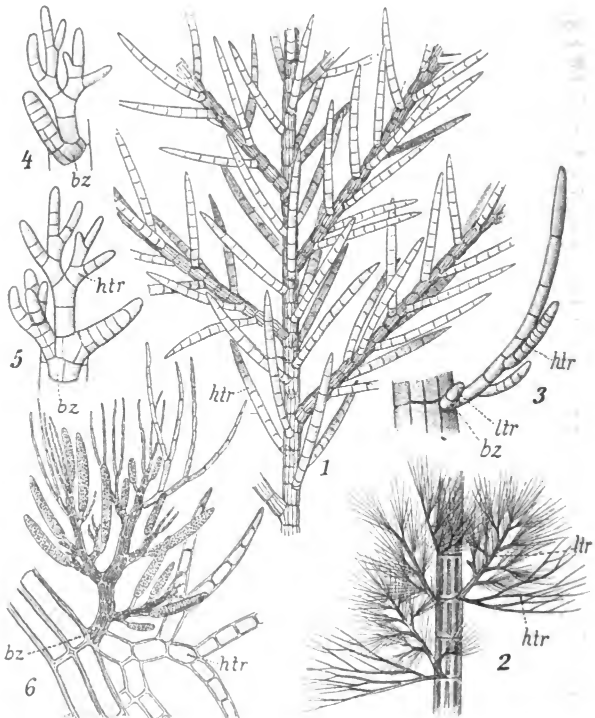


Fig. 381 n. KÜTZING u. FALKENBERG sowie Orig. *1 Lophothalia hormoclados*; Sproßsystem. *2 Brogniartella byssoides*; Stück eines Sprosses. *3* dies.; Haartrieb mit Anlage eines Langtriebes (*ltr*) an der Basis. *4, 5 Brogniartella (?) spinosissima*; Haarsprosse mit basalen Langtrieben. *6 Polysiphonia Dyllwini*; Haartrieb mit fruktifizierendem Basalsproß. *ltr* Langtrieb. *htr* Haartrieb. *bz* Basalzelle resp. deren Derivate.

Differenzierung ein und diese ist es, welche vielfach erst den Unterschied zwischen den einzelnen Gattungen sowie deren Habitus ausmacht.

Lophothalia. Ich beginne mit Lophothalia (Fig. 381, *1*), weil hier ganz analoge Verhältnisse wiederkehren wie bei Spyridia. Die Mehrzahl der Segmente produziert Kurztriebe, die monosiphon, haarartig, aber farbig sind, und nur einige Längsteilungen in ihren basalen Zellen erinnern daran, daß sie mit polysiphonen Sprossen homolog sind, wir nennen sie Haartriebe oder Haarsprosse, event. auch nach Rosenvinge Trichoblasten. Nur aus jedem fünften, sechsten oder siebenten Segment gehen Langtriebe hervor, welche den Aufbau des Hauptsprosses wiederholen. Damit hat es bei Loph. hormoclados sein Bewenden. Für unsere Erörterung nebensächlich ist, daß bei Loph. verticillata aus dem oberen Rande fast jeder Perizentrale sog. Adventiväste hervorgehen, welche ebenfalls monosiphon und somit den normalen gleichgestaltet sind.

Brogniartella. An Lophothalia reihen sich Doxodasya und Brogniartella (Fig. 381, *2*) an. Bei diesen Gattungen werden sämtliche Anlagen der Seitensprosse zu haarigen Kurztrieben; bei ersterer Gattung unverzweigt wie bei Lophothalia, führen dieselben bei letzterer alternierend zweizeilige (Fig. 381, *2*, *3*) Seitensprößchen, und zwar liegt die Verzweigungsebene derselben zum Hauptsproß transversal, genau so wie das bereits für Anthithamnion und Wrangelia festgestellt wurde. Diese monosiphonen Haartriebe sind auch hier durch Chromatophoren gefärbt und nicht hinfällig, bisweilen sogar recht derb.

An Stelle der Haarsprosse können zwar auch bei diesen Gattungen vereinzelt Langtriebe entstehen, doch ist das selten, und im allgemeinen findet hier die eigentliche Verzweigung aus der Basis der Haartriebe statt, wie das Kny, Rosenvinge, Falkenberg an diesen und an später zu erörternden Formen studierten.

Die unterste älteste Zelle dieser Haarsprosse (Basalzelle, vgl. S. 575) wächst nämlich seitlich und zwar stets an ihrer katadromen Seite) zu einem Zäpfchen aus, welches durch eine Querwand von seiner Trag- resp. Mutterzelle abgegliedert wird (Fig. 381, *3 ltr*). Diese letztere wird dann in der üblichen Weise in Zentral- und Perizentralzellen zerlegt (Fig. 381, *4*), während der ansitzende Zapfen den Charakter einer Scheitelzelle hat und zu einem Langtrieb von der Form der Hauptsprosse (Fig. 381, *2*) oder zu einem Kurztrieb mit (Fig. 381, *6*) oder ohne Sexualorgane heranwächst. In einzelnen Fällen (Brogniartella spinosissima) entsteht noch ein zweiter Sproß (Fig. 381, *5*) aus der zweiten (hyperbasalen) Zelle der Haartriebe.

Polysiphonia. Die Gattung Polysiphonia reiht sich den eben besprochenen unschwer an und wird durch diese leicht verständlich. Unterschiede von Lophothalia und Brogniartella sind durch die wechselnde Verteilung der Trichoblasten gegeben.

Falkenberg glaubte, daß einigen Polysiphonia-Arten die Haarsprosse fehlen, Rosenvinge zeigte aber, daß diese Meinung kaum zutrifft, immerhin gibt es Formen in unserer Gattung, welche die „Haare“ recht selten bilden, andere, bei welchen sie ungemein zahlreich sind. Im ersten Falle wird die weitaus größte Mehrzahl der von der Scheitelzelle gelieferten Sproßanlagen zu Langtrieben oder doch zu Kurztrieben, welche mit Perizentralen versehen sind, im zweiten Falle, soweit er extrem ausgebildet ist, erscheinen zahlreiche Trichoblasten mit wenigen Langtrieben untermengt. Danach herrscht in der Hauptsache das „gemischte System“ der Sproßausbildung, das wir im Prinzip schon bei Lophothalia kennen lernten.

Die Verteilung der verschiedenen Sproßformen ist nun aber bei den

verschiedenen Arten recht verschieden. In einigen Fällen stehen an den unteren älteren Teilen der Hauptsprosse nur Langtriebe, in den oberen Regionen derselben aber nur Kurztriebe, bei anderen Arten können sodann Lang- und Kurztriebe überall „promiscue" auftreten. Das „promiscue" ist aber ebensowenig wie bei Lophothalia gleichbedeutend mit gesetzlos, denn es pflegen Kurz- und Langtriebe nach gewissen Regeln abzuwechseln, z. B. folgen bei Polys. fruticulosa u. a. auf einen Langtrieb stets zwei Kurztriebe.

Nach dem, was wir oben erwähnten, braucht kaum nochmals betont zu werden, daß Lang- und Haartriebe sich ihrer Entstehung gemäß einer und derselben genetischen Spirale einordnen, niemals haben die Trichoblasten auf der einen, die Langtriebe auf der anderen Seite eine Spezialordnung, höchstens soweit als das durch die gemeinsame Einbeziehung in eine Schraubenlinie bedingt ist.

Würden nun bei Polysiphonia wie bei Lophothalia Kurz- und Langtriebe in der bekannten einfachen Weise mit einander am Hauptsproß abwechseln, so brauchten wir nichts mehr zu berichten. Allein die Sache wird kompliziert dadurch, daß die Trichoblasten teilweise, nicht alle, aus ihrer Basalzelle Langtriebe (Fig. 382) entwickeln, ganz genau so, wie wir das bei Brogniartella verfolgt haben. So stellen die Polysiphonien gleichsam eine Kombination der Brogniartella- und der Lophothalia-Verzweigung dar. Das ergibt sich am besten aus Fig. 382. Sproß 1, 5, 9 sind gewöhnliche Haartriebe (5 ist wenig entwickelt). Sproß 2 entstand direkt von der Zentralachse des Hauptsprosses, Sproß 4, 6, 8 gingen aus der Basis der entsprechenden Trichoblasten hervor. Die Zahlen ergeben schon, daß in unserem wie in vielen anderen Fällen der Wechsel der verschiedenen Sprosse unter einander wiederum nicht regellos ist.

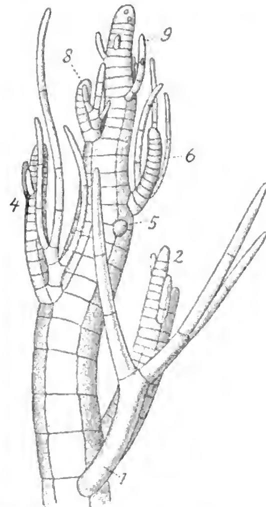


Fig. 382 n. FALKENBERG. Sproßspitze von *Polysiphonia sertularioides*. Äste nach 1/4 angeordnet.

Die Trichoblasten der Polysiphonia sind meistens wie bei Brogniartella in einer transversalen Ebene verzweigt, doch zeigt sich häufig die Neigung, die Ästchen auf die Bauchseite zu verschieben.

Von den gleichnamigen Organen der früher erwähnten Gattungen weichen die Haartriebe der Polysiphonien noch dadurch ab, daß sie fast immer farblos und äußerst hinfällig sind. Oft ist schon nach Ablauf kurzer Zeit nichts von ihnen mehr übrig als die Basalzelle resp. der Sproß, welcher aus dieser hervorging (vgl. ROSENVINGE). Ob eine Basalzelle, soweit sie nicht aufgeteilt ist, wiederholt Haartriebe entwickeln kann, ist nicht sicher. Nach Analogie mit Spyridia und nach gelegentlichen Beobachtungen an Polysiphonien wäre das möglich. Die Beantwortung dieser Frage würde

vielleicht auch ein Licht werfen auf die andere nach der Funktion der farblosen Haarsprosse. BERTHOLD und ich halten sie in erster Linie für Lichtschirme, FALKENBERG, neuerdings auch ROSENVINGE bestreiten das. Wir kommen im allgemeinen Teile des Buches darauf zurück.

Die Hinfälligkeit der meisten Haartriebe, ihr begrenztes Wachstum, verbunden mit der Entstehung von Sprossen an der Basis ist für NÄGELI, SCHMITZ, KNY, MAGNUS, ROSENVINGE, FALKENBERG u. a. Veranlassung gewesen, von Blättern und axillärer Verzweigung, nicht von Haarsprossen zu reden, wie wir es oben taten. Zwar muß ich zugeben, daß FALKENBERG die Begriffe präziser gefaßt hat als NÄGELI, SCHMITZ u. a., und daß die Dinge äußerlich eine gewisse Berechtigung zu jenem Vorgehen geben, allein ich vermag ihnen nicht zu folgen, denn KNY, FALKENBERG usw. betonen ausdrücklich, daß die basalen Sprosse der Haartriebe seitlich an der betreffenden Stelle entstehen. Demnach möchte ich sie ansprechen als Seitenzweige der Haarsprosse, und zwar als verspätete Bildungen, welche etwa den nach Entwickelung der Perizentralen erscheinenden endogenen Zweigen vieler Rhodomelaceen, die wir auch für normal halten, oder den Langtrieben der Spyridia physiologisch an die Seite gestellt werden können. Die Entwickelungsgeschichte scheint mir diese Auffassung zu bestätigen und ebenso die in Fig. 381, *5* illustrierte Tatsache, daß gar nicht so selten zwei Äste in alternierender Anordnung produziert werden. Auch die unten für Bostrychia radicans u. a. zu schildernden Sproßbildungen können herangezogen werden.

Die Basis von Kurztrieben ist ohnehin vielfach zur Neubildung z. B. von Rhizoiden befähigt und für Batrachospermum, Wrangelia u. a. ist schon wiederholt erwähnt, daß aus der Basis der Wirtelzweige Langtriebe hervorgehen.

Nach dieser Auffassung gleichen die Haarsprosse Phyllocladien und es läge eine Imitation von Tragblatt und Achselsproß vor, etwa wie bei Sargassum, Sphacelariaceen usw.

Nun führt FALKENBERG selbst die „Blätter" der Brogniartellen und Polysiphonien auf die monosiphonen Kurztriebe der Lophothalien zurück und insofern würde es sich einfach um eine Frage der zweckmäßigen oder unzweckmäßigen Benennung handeln, allein die Sache geht doch wohl etwas tiefer. Denn FALKENBERG diskutiert z. B. die Frage, ob ursprünglich überall eine Kombinierung von „Tragblatt" und Achselsproß vorhanden gewesen sei und ob im speziellen Fall bald das eine, bald das andere Organ abortiere. Legen wir unsere Auffassung zugrunde, so ist leicht verständlich, daß in einem komplizierten Sproßsystem bald die eine, bald die andere Form von Zweigen, bald eine Kombination beider entstehen könne.

Und ferner: FALKENBERG und seine Vorgänger lassen die Sexualorgane bei einigen Gattungen an „Sprossen", bei anderen an „Blättern" entstehen, wie das noch in einem späteren Kapitel zu berichten sein wird. Das will mir nicht einleuchten. Mir scheint es leichter verständlich, zu sagen, daß alle Sprosse Sexualorgane erzeugen können, mögen sie sonst auch in den verschiedensten Richtungen differenziert sein.

Das Vorstehende war niedergeschrieben, als mir die bereits einige Male erwähnte Arbeit von ROSENVINGE in die Hand kam. Auch er verwirft den Ausdruck „Blatt" für die Rhodomelaceen, über die „Achselsprosse" äußert er sich kaum.

Mit der geschilderten Differenzierung bei den Polysiphonien ist die Mannigfaltigkeit in dieser Gruppe noch längst nicht erschöpft; alle Formen zu erwähnen, ist schier unmöglich, deshalb weise ich nur auf einige wenige hin. Schon bei

Polysiphonia Hystrix und Verwandten tritt eine Erscheinung auf, welche bei Bryothamnion besonders auffallend entwickelt ist (Fig. 383, *1*). Neben den Haarsprossen und Langtrieben treten noch dornige Kurztriebe auf, offenbar reduzierte Langtriebe, die demgemäß auch mit Perizentralen usw. versehen sind. Solche Dornsprosse bilden bei Tolypiocladia sogar komplizierte Büschel (Fig. 383, *4*).

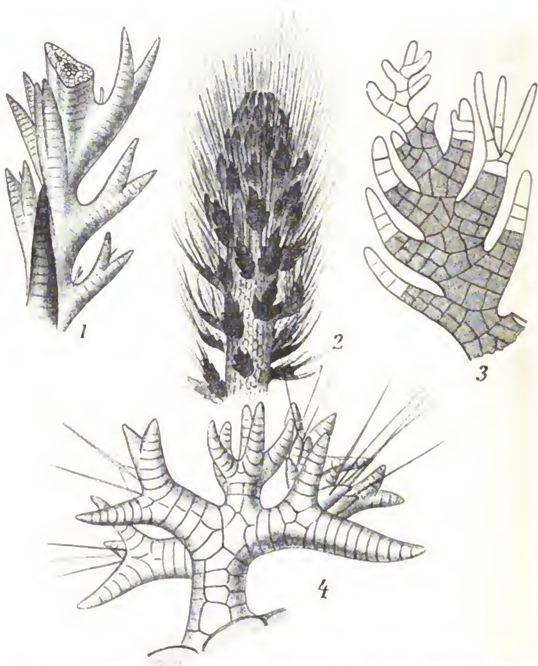


Fig. 383 n. Falkenberg. *1 Bryothamnion triangulare. 2 Pithyopsis tasmanica*; Sproßspitze. *3* dies.; Flachsproß. *4 Tolypiocladia glomerulata.*

Die Entstehung der letzteren ist bei Falkenberg nachzusehen, ebenso auch die Bildung der halb dornigen, halb blattartigen Kurztriebe von Chiracantha, und endlich muß auf diesen Autor verwiesen werden bezüglich mancherlei ähnlicher Differenzierungen bei Lophothalieen, wie Wrightiella usw.

Wegen ihrer an den Hauptsprossen massenhaft auftretenden Phyllocladien, deren Zipfel in Haarform endigen, mag auch Pithyopsis genannt sein (Fig. 383, *2*). Die Betrachtung junger Stufen (Fig. 383, *3*) scheint mir darauf hinzuweisen, daß

man es hier mit verbreiterten Haarsprossen zu tun hat, deren Glieder an ihrer Basis verwachsen. Wenn man will, liegt hier auch ein Mittelglied zwischen den Haar- und anderen Kurztrieben vor.

Schon bei den oben erwähnten Formen tritt meistens eine bedeutende Verstärkung der Rinde ein, und das Gleiche ist der Fall bei Lophurella und Alsidium, die wesentliche prinzipielle Abweichungen von Polysiphonia nicht aufweisen, es sei denn, daß man besonderen Wert lege auf die Astentwickelung der Lophurellen. Die Sproßanlagen werden nämlich normal am Scheitel angelegt, kommen aber erst sehr spät zur Entwickelung, einigermaßen ähnlich den ruhenden Augen höherer Pflanzen. Auch auf die eigenartige Digenea (s. auch HAUFE, OKAMURA) sei nur hingewiesen, ihr Aufbau ist noch nicht vollständig geklärt.

Die Heterocladieen erinnern in gewisser Beziehung an die Lophothalieen, sind aber doch so eigenartig, daß sie vorläufig kaum einer anderen Gruppe genähert werden können. Sie besitzen glatte, durch wiederholte Teilung der Perizentralen berindete Sprosse, welche bei Trigenea gerundet, bei Heterocladia (Fig. 383a) stark abgeflacht sind. An diesen glatten Sprossen entstehen wohl aus den Zellen der äußersten Rindenschicht andere, welche mit zahlreichen Kurztrieben dicht besetzt sind. Die Kurztriebe entstehen ganz normal aus Segmenten der Scheitelzelle, sind monosiphon, gefärbt und ausdauernd wie diejenigen von Brogniartella. *Heterocladia.*

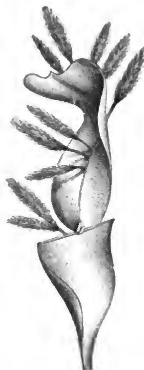


Fig. 383a. *Heterocladia australis* n. FALKENBERG.

Mögen auch die Fortpflanzungsorgane ein wenig abweichend gebaut sein, so schließen sich doch die vegetativen Sprosse der Rhodomela und Odonthalia ohne weiteres an die berindeten Polysiphonien an. Die in nordischen Meeren weit verbreitete Rhodomela weicht im Habitus kaum von einer derben Polysiphonia ab. Sie bildet besonders an den Zweigenden Haarsprosse, welche farbig, aber hinfällig sind. Eine Sproßbildung auf der Basis der haarförmigen Kurztriebe findet nicht statt, alle seitlichen Organe (Lang- und Kurztriebe) gehen auf Anlagen am Scheitel zurück, wie bei Lophothalia. Die Berindung ist am leichtesten aus Fig. 384 ersichtlich, sie weicht in Kleinigkeiten von Polysiphonia ab und erinnert in gewissem Sinne an die am Oberende der axilen Zellreihe entstehenden Berindungsgürtel der Ceramien. Zunächst zerfallen die Perizentralen der Rhodomela in zwei über einander gelegene Hälften, von welchen die untere mindestens noch einmal quergeteilt wird (Fig. 384, *1*). Jetzt geben die verschiedenen Stockwerke nach auswärts Zellen ab, wobei sich die oberste Stockwerkszelle *a* etwas anders teilt als die unteren *b* (Fig. 384, *2*). Einzelheiten sind irrelevant, nur mag noch betont sein, daß die Perizentralen am Oberende der axilen Zellen inseriert und die Derivate der ersteren alle nach abwärts gekehrt sind. *Rhodomela.*

Rhodomela zeigt ganz besondere Neigung zu sekundärer Tüpfelbildung, nicht bloß können zwischen zwei Zellen zwei bis drei sekundäre Tüpfel entstehen, sondern zwei Elemente, welche bereits primär verbunden sind, werden noch sekundär verknüpft.

Odonthalia ist abgeflacht, schmal bandförmig und in einer Ebene verzweigt (Fig. 384, *3*, *4*). Haarsprosse werden nicht gebildet, sondern nur polysiphone Lang- und Kurztriebe, die an ihrer Basis verwachsen. Die Verbreiterung des Thallus beruht auf einer Flügelbildung. Die Segmente der Scheitelzelle bilden ursprünglich vier Perizentralen, von diesen teilen sich die gegen die Thallus- *Odonthalia.*

flächen gekehrten noch einmal der Länge nach, wie aus Fig. 384, *5*, *b*, *c* ersichtlich, die gegen die Kanten gekehrten zerlegen sich wiederholt durch Längswände (Fig. 384, *5d*) und bilden die Flügel. Weitere Teilungen parallel zur Oberfläche sorgen für Berindung. Adventivsprosse können endlich aus den noch unberindeten Zellen der Flügelkante hervorgehen (Fig. 384, *4*).

Chondrieen. Die einfachsten Chondrieen, wie Chondria tenuissima (Fig. 385, *1*), schließen sich, wie aus den zahlreichen Abbildungen Thuret's und den Untersuchungen Falkenberg's hervorgeht, zwanglos an die Polysiphonien an und zwar an diejenigen, welche eine verstärkte Rindenbildung durch Teilung der Perizentralen erzielen.

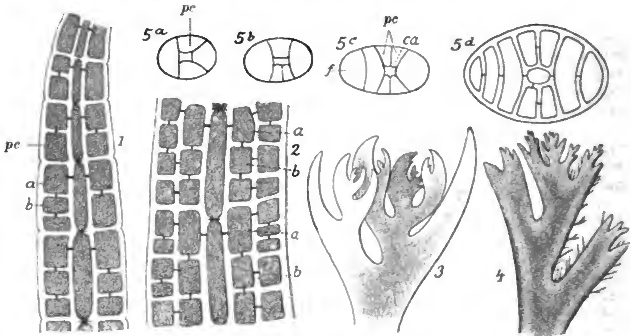


Fig. 384 n. Falkenberg. *1* Längsschnitt durch einen jungen Sproß von *Rhodomela Larix*. *2* dass. von *Rhodomela subfusca*. *3 Odonthalia dentata*; Sproßspitze. *4* dies. mit Adventivsprossen. *5* dies.; Querschnitt durch verschieden alte Segmente. *ca* zentrale Achse. *pc* Perizentralen. *f* Flügelzellen. *a*, *b* s. Text.

Die Sprosse der Chondrieen sind mit Vorliebe etwas aufgeblasen und bei Coeloclonium opuntioides sehen wir sogar tonnenförmig erweiterte Glieder mit zwischenliegenden Einschnürungen. Solche mehr oder weniger starke Auftreibungen bedingen es wenigstens zum Teil, daß die Spitzen der Sprosse in eine Grube versenkt zu sein pflegen (Fig. 385, *2*).

Die Scheitel zeigen in Bau und Teilung nichts abweichendes; nicht weit von ihnen entfernt aber sieht man, daß die ganz nach den Vorschriften berindeter Polysiphonien (Fig. 379, *6*, *7*) gebildeten Zellen auseinander weichen und daß Bilder entstehen (Fig. 385, *2*, *3*), welche lebhaft an Lemanea u. a. (Fig. 358, *3*) erinnern.

Nichts scheint mir netter die Richtigkeit der Schmitz'schen Auffassung von der Fadenstruktur der meisten Florideen zu bestätigen, als ein Vergleich von unserem Schema Fig. 379, *7*, *6* und der Fig. 385, *2*, *3*.

Die Perizentralen der Chondrien strecken sich eben zu langen Zellen (Basalzellen *bz* Fig. 385, *2*, *3*) und diese bilden einen fünfgliederigen Quirl, dessen einzelne Glieder ganz regelmäßig vier Zellen an der Spitze tragen, und letztere wieder liefern kurze Elemente, die dann zur Rinde (Außenrinde) fest zusammenschließen. Wie es bei Rhodomeleen Brauch, werden sie durch sekundäre Tüpfel verkettet.

Die Trennung der Basalzellen usw. von einander bleibt bei Coeloclonium auch im Alter bestehen, ja sie geht noch weiter, indem die Sprosse blasig anschwellen und damit Basalzellen und Zentralachse wenigstens partiell zerreißen, wie wir das längst für andere Formen kennen. Die Rinde wird dann mehrschichtig.

Bei Chondria aber, speziell bei Chondria dasyphylla, ist das anders, da schwellen viele der getrennten Zellen erheblich an, berühren sich wieder und die perizentralen (basalen) Zellen werden gar durch sekundäre Tüpfel nachträglich vereinigt.

Daß Hyphen gelegentlich eine nennenswerte Rolle spielen, indem sie die gebildeten Hohlräume durchwachsen, sei nebenbei erwähnt und im übrigen unter Bezugnahme auf FALKENBERG darauf hingewiesen, daß noch mancherlei interessante Einzelheiten in dieser Gruppe zur Beobachtung kommen.

Die Verzweigung geht von den Basalzellen haarartiger Kurztriebe aus, die zwischen den normalen Wirteln gebildet werden. Die basale Zelle derselben wird bei der Trennung der Rindenzellen lang ausgezogen (*b* Fig. 385, *2*) und läßt die Anlage eines Langtriebes dort entstehen, wo sie in die Außenrinde mündet. Diese Sprosse sind danach der Außenrinde nur lose eingefügt, sie werden aber durch Hyphen, welche aus ihrer Basis hervorwachsen, in dem älteren Sproß verankert.

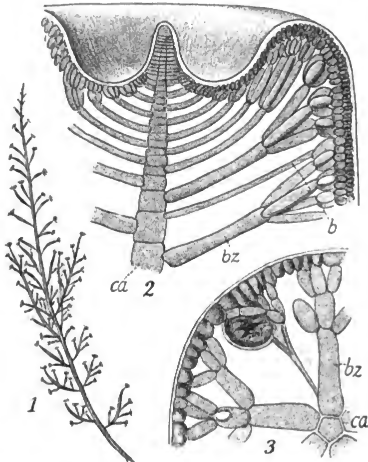


Fig. 385 n. THURET u. FALKENBERG. *1 Chondria tenuissima;* Zweig. *2* dies.; Längsschnitt einer Sproßspitze. *3* Querschnitt eines Sprosses. *ca* Zentralachse. *bz* Basalzellen. *b* s. Text.

Im wesentlichen wie eine Chondria wächst auch Acanthophora, unterscheidet sich aber von ihr dadurch, daß die Basis der Haartriebe nur kurze, dornartige Sprosse produziert, welche an die oben genannten dornigen Polysiphonieen erinnern. Aus der Basis der Dornen können dann weiterhin, vermutlich endogen, Langtriebe oder Fortpflanzungssprosse hervorgehen.

Eine kriechende, dorsiventrale Chondria von Lebermoosform ist die Herpochondria.

Zu den Chondrieen offenbar in naher Beziehung stehen die Laurencieen. *Laurencieen.* FALKENBERG weist unter Korrektur älterer NÄGELI'scher Angaben darauf hin, daß in beiden Gruppen der Aufbau wesentlich übereinstimme, nicht bloß die Trennung der Rindenzellen von einander, sowie ihre nachträgliche Aufschwellung und Berührung (Fig. 386, *3*) kehrt hier wieder, sondern auch die Entstehung der

Äste aus der Basalzelle von stark verzweigten Haartrieben; ja selbst die Einsenkung des Vegetationspunktes wird kopiert (Fig. 386). Und doch ist ein wesentlicher Unterschied dadurch gegeben, daß die Scheitelzelle dreiseitig (tetraedrisch)

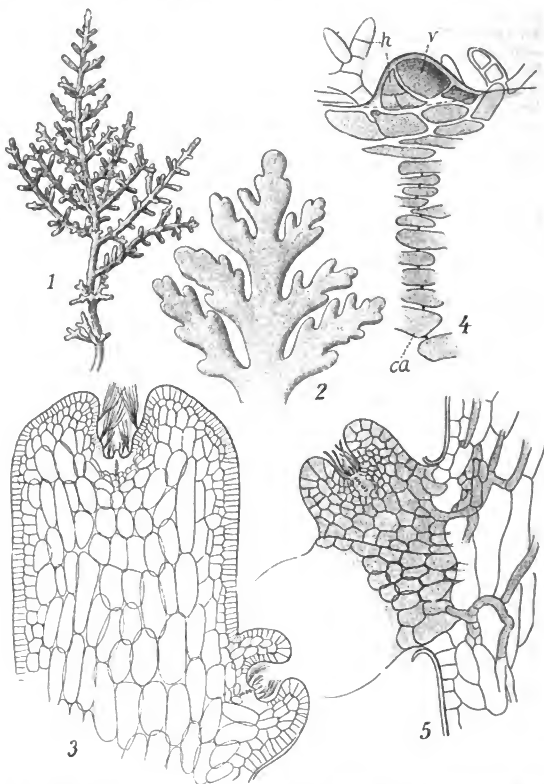


Fig. 386. Orig. u. n. FALKENBERG. *1 Laurencia obtusa;* Zweig. *2 Laurencia pinnatifida;* Sproßstück. *3 Laur. obtusa;* Längsschnitt eines Sprosses. *4* Längsschnitt des Scheitels von *Laur. papillosa.* *5 Janczewskia verrucaeformis* in *Laurencia* wurzelnd. *ca* zentrale Achse. *v* Scheitelzelle. *h* „Haarzelle".

ist. Sie ragt wie ein Wärzchen in die Scheitelgrube hinein. Die schiefe Lage einer Teilungswand ist aus Fig. 386, *4* ersichtlich. Die beiden anderen liegen

den für Moose usw. bekannten Regeln entsprechend. Ähnlich wie bei vielen Vertretern der letztgenannten Gruppe liegen die abgeschnittenen Segmente nicht genau nach $^1/_3$ in drei Längszeilen, sondern durch eine geringe seitliche Neigung der Segmentierungswände kommen Divergenzen von $^3/_8$, $^4/_{11}$ usw. zustande.

Jedes Segment produziert einen Haarsproß, und zwar geht derselbe aus der Zelle *h* (Fig. 386, *4*) hervor, welche vom Segment abgegliedert wurde. Der übrige Teil des Segmentes zerfällt in eine innere und eine äußere Zelle. Die äußere liefert die Rinde, die innere dagegen entspricht den axilen Zellen der normalen Polysiphonien usw. FALKENBERG begründet das ausführlich und weist darauf hin, daß die soeben geschilderten Vorgänge wohl ableitbar seien von den Prozessen, welche sich bei typischen Rhodomelaceen im Scheitel abspielen; man braucht nur anzunehmen, daß die bei Bildung von Seitensprossen ohnehin schon häufig schräg gestellten Wände schließlich so schief stehen, daß sie nicht mehr die Längswand, sondern eine Querwand treffen.

Da die Haarsprosse der Laurencien in üblicher Weise Langtriebe zu liefern imstande sind, zeigen die meisten Arten eine allseitige Verzweigung. Eine Ausnahme macht Laurencia pinnatifida (Fig. 386, *2*). Hier entwickeln sich die Haartriebe ebenso wie bei den anderen Arten; Langtriebe bilden aber nur diejenigen unter ihnen, welche in zwei opponierte Orthostichen zu liegen kommen.

Eine durch Parasitismus reduzierte Laurenciee ist die vom Grafen SOLMS entdeckte Janczewskia. Die vegetativen Sprosse sind zu Fäden aufgelöst, welche das Gewebe ihrer Wirtspflanzen (Laurencia) durchwuchern. Auf der Oberfläche erscheinen nur Gruppen von Fruchtsprossen (Fig. 386, *5*), welche als ein System gestauchter Sprosse zu betrachten sind. Über die Art des Parasitierens soll später noch geredet werden.

b. Dasyeen.

Die Dasyeen (Dasya, Heterosiphonia, Dasyella, Dasyopsis) besitzen in ihren typischen Vertretern einen Habitus, der nicht übermäßig weit von dem größerer Polysiphonien abweicht, und doch sind die fraglichen Formen unschwer erkennbar an den langen, büscheligen Kurztrieben, welche, bei monosiphonem Aufbau, gefärbt und ausdauernd sind (Fig. 387, *1*).

Der prinzipielle Unterschied der Dasyeen von allen übrigen Rhodomeleen aber liegt in ihrem sympodialen Aufbau. Die bilateralen resp. dorsiventralen Heterosiphonien geben darüber den besten Aufschluß. Der Scheitel dieser Pflanzen (Fig. 387, *2*, *3*) scheint auf den ersten Blick kaum von dem einer Polysiphonia abzuweichen, eingehende Betrachtung aber zeigt, daß der in Fig. 387, *3* mit *10* bezeichnete Sproß nicht etwa das monopodial entwickelte Endglied der ganzen Reihe ist, sondern daß er nur den Seitensproß von *9* darstellt, welch letzteren er zur Seite drängte. Die Einzelheiten ergeben sich noch besser aus Fig. 387, 2. Der momentan an der Spitze stehende Sproß *9* besteht aus einer Scheitelzelle und zwei Segmenten; aus dem oberen Segment entwickelt er den Seitensproß *10*, welcher schon auf ganz jungen Stufen in der kräftigen Entwickelung die auf Verdrängung des Muttersprosses gerichteten „Tendenzen“ zu erkennen gibt. Wie *10* als Seitensproß an *9*, ist *8* an *7*, *7* an *6* usw. entstanden und es ergibt sich klar, daß auf diesem Wege ein Sympodium entstehen muß, an dessen Aufbau sich bei Heterosiphonia einmal das sterile (*st*) und außerdem das astbildende Segment eines jeden Sprosses beteiligen, während die Spitzen seitwärts geschoben werden. Die Schraffierung der Fig. 387, *2*, *3* dürfte das hinreichend markieren.

Die Sproßabschnitte, welche das Sympodium aufbauen, erfahren Längsteilungen und bilden damit Perizentralen. Später werden diese auch meistens noch mit einer dichten Hülle von Rhizoiden umschlossen. Die bei Seite geschobenen Spitzen der Sprosse verzweigen sich mehrfach und

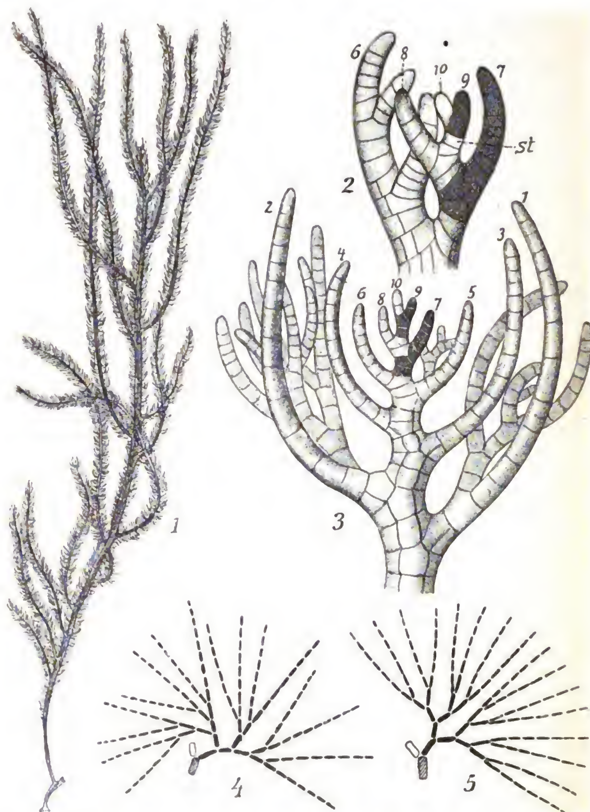


Fig. 387 n. KÜTZING u. FALKENBERG. *1 Dasya elegans.* Habitusbild. *2 Heterosiphonia Berkeleyi* Mont.; Sproßspitze. *3 Heterosiphonia Wurdemanni* Bail.; Sproßspitze. *4, 5* Schemata für die Verzweigung der seitlichen Achsen. Die Zahlen geben die Reihenfolge der Entwickelung der Sprosse. *st* steriles Segment.

zwar dorsiventral; sie bilden (Fig. 387, *4*) auf der gegen das Sympodium gekehrten Kante eine Reihe von Seitentrieben, welche sich ihrerseits wieder dorsiventral verzweigen. Später freilich ist dieser Entwickelungsmodus kaum noch erkennbar, dann liegt nur ein scheinbar dichotom verzweigtes Büschel von Kurztrieben vor (Fig. 387, *5*), welche alle monosiphon sind. Berindung durch Perizentralen findet an solchen Sprossen nicht oder doch höchstens an der Basis statt, und so resultieren die farbigen „Haare", deren wir oben Erwähnung taten.

Dasya und Heterosiphonia unterscheiden sich dadurch, daß bei letzterer die Sprosse nur nach rechts und links, also in einer Ebene seitwärts verschoben werden, während bei ersterer eine allseitige Verschiebung und Anordnung statt hat. Dasyopsis aber bildet an seinen vegetativen Teilen nirgends mehr Perizentralen aus, sie begnügt sich damit, aus den Zellen der axilen usw. Reihen einzelne Zellchen herauszuschneiden, welche zu berindenden Hyphen werden.

Die mit den verschiedenen Zahlen bezeichneten Sprosse der Fig. 387, *3* werden nicht immer zu monosiphonen, wenig oder garnicht verzweigten Fadenreihen, bisweilen entstehen aus ihnen (Fig. 387, *3*) lange Sympodien, die sich genau so verhalten wie die älteren Scheinachsen. Bei Heterosiphonia stehen alle solchen Sympodien einseitig dorsal (Fig. 387, *3*), bei den Dasyen aber ist das nicht der Fall, und so kommen schließlich Bildungen zustande, welche Brogniartellen, Polysiphonien usw. einschließlich der basalen Verzweigung weitgehend gleichen. Die Entwickelungsgeschichte indes belehrt stets über die andersartige Entstehung.

Modifizierte Dasyeen sind Thuretia und Dictynrus, besonders ausgezeichnet durch die Netzbildungen, welche an Boodlea, Struvea, Microdictyon unter den Siphoneen erinnern. Thuretia bildet flache, eichenblattartige Körper (Fig. 388, *1*), zusammengesetzt aus derberen blattrippenähnlichen Hauptsympodien und zahlreichen zarteren Nebensympodien, welch letztere in der mannigfaltigsten Weise netzig mit einander verwachsen sind. *Thuretia.*

Dictyurus ist nicht flach, sondern vier- resp. achtseitig, d. h. zwischen vier großen Längskanten treten vier kleinere, schwächere hervor (Fig. 388, *2*). Alle Einzelheiten des Aufbaues kann ich unmöglich schildern, ich muß auf FALKENBERG verweisen, welcher auch die älteren Autoren BORY und AGARDH würdigt. *Dictyurus.*

Ich hebe nur einiges bezüglich des Dictyurus heraus. Die Pflanze bildet in der für Dasyeen üblichen Weise ein großes Hauptsympodium. Dieses trägt in alternierend-zweizeiliger Anordnung Seitensympodien vom Aussehen der Fig. 388, *4*, *5*. Es sind das in einer Ebene zerzweigte Gebilde, deren sympodialer Charakter auch in den einzelnen Strahlen deutlich hervortritt (die vier Hauptstrahlen sind in der Fig. 388, *4* numeriert). Die Verzweigungsebene dieser Organe liegt nicht median, sondern transversal zum Hauptsproß. Das hervorzuheben ist mit Rücksicht auf die weitere Entwickelung nicht unwichtig. Wir sehen nun, wie die ursprünglich getrennten Zweiglein der quergestellten Sproßsysteme mit einander netzig verbunden werden. Zu dem Zwecke wachsen (Fig. 388, *5*) einzelne Zellen derselben gegen einander, als ob sie kopulieren wollten, berühren sich fest mit ihren Fortsätzen und bilden dann in bekannter Weise sekundäre Tüpfel. So entstehen blattartige Netztriebe (von welchen Fig. 388, *3* ein Stück wiedergibt) in alternierend-zweizeiliger Anordnung. Vermöge ihrer relativ großen Breite erscheinen diese fast stengelumfassend (Fig. 388, *4*), und da die scheinbare Hauptachse, der sie eingefügt sind, noch wenig gestreckt ist, kann auch leicht Berührung und Netzverbindung mit den Rändern der schräg gegenüber stehenden flachen Netztriebe Platz greifen. Die Verbindung erfolgt derart, daß alle einzelnen Netztriebe an ihren Rändern zu einer Schraube vereinigt werden, welche

wie bei Vidalia oder dem Lebermoos Riella den scheinbaren Hauptstamm in mäßig steiler Windung umzieht (Fig. 388, *6*), nachdem die Scheinachse sich gestreckt hat. Damit aber ist es noch nicht genug. Die peripheren Ränder der

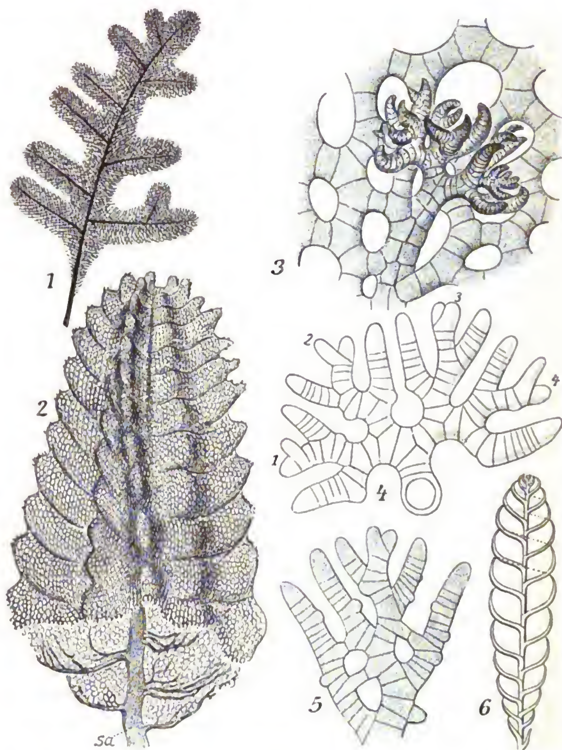


Fig. 388 n. FALKENBERG. *1 Thuretia quercifolia;* Habitusbild. *2 Dictyurus purpurascens;* Habitus. *3* ders.; Stück aus der Netzwand mit Fruchtsprossen. *4, 5* ders.; quergestellte Seitenorgane (Sympodien). *6* Schema für die Vereinigung der letzteren zu einer Schraube. *sa* sympodiale Achse.

Netzschraube richten sich etwas auf und berühren die über ihnen stehenden Windungen an den in Fig. 388, *6* punktierten Stellen. Dann findet auch hier Netzverbindung auf dem oben geschilderten Wege statt.

Das Ganze würde einer Wendeltreppe gleichen, die nach außen durch ein Gitter abgeschlossen ist, wenn nicht die in Fig. 388, *4* mit *1—4* bezeichneten Strahlen, welche auch in Fig. 388, *2* erkennbar sind, durch Perizentralen verdickt, Rippen bildeten, welche stärker gegen die Peripherie wachsen und damit dem Ganzen das vier- resp. schwach achtseitige Aussehen verliehen. Im übrigen bleiben die Teile, welche die eigentlichen Netzmaschen umgeben, monosiphon.

Als Netzalge mag Halodictyon an dieser Stelle erwähnt sein (Fig. 389), selbst auf die Gefahr hin, daß es später einmal zu den Delesseriaceen definitiv versetzt wird, wie FALKENBERG befürwortet. Die Gesamtumrisse des Netzes sind zylindrische. Dasselbe baut sich auf aus monosiphonen Fäden, welche (Fig. 389) nach allen Richtungen hin mit einander in Verbindung stehen. Das Wachstum geht aus von einem Vegetationspunkte, welcher am Oberende des Ganzen eingesenkt liegt. Doch sind alle Einzelheiten der Entwickelung noch nicht festgestellt (s. FALKENBERG). Die Einzelfäden sind dauernd monosiphon. Nur wenn die Tetrasporenbildung usw. beginnt, treten kurze Sprosse mit vier Perizentralen auf, welche nach außen frei endigen.

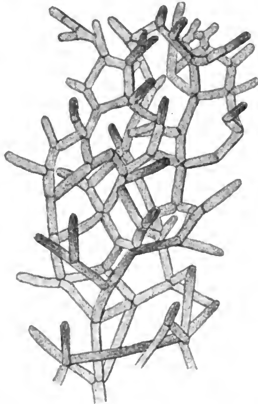


Fig. 389. *Halodictyon mirabile* Zan. n. FALKENBERG.

c. Bostrychien.

Unter den Bostrychien behandeln wir nur die rein monopodiale Gattung Bostrychia (Fig. 390) und verweisen wegen der sympodialen Wilsonaea auf FALKENBERG.

Die meisten Arten der Gattung leben im Brackwasser der Tropen. Über ihre Einwanderung in Süßwasser soll in einem späteren Kapitel berichtet werden.

Die Sprosse der Bostrychien zeichnen sich dadurch aus, daß sie an ihrer Basis meist eine größere Zahl von Perizentralen besitzen als in den oberen Regionen, ja die Spitzen sind meistens auf mehr oder weniger lange Strecken monosiphon, also ohne jede Perizentralbildung. Damit erinnern sie an die Sprosse der Dasyeen. Die Perizentralen erfahren zwecks Berindung in ganz ähnlicher Weise Teilungen wie diejenigen von Rhodomela, nur mit dem Unterschiede, daß die Perizentralen nebst den aus ihnen hervorgehenden Rindenzellen der Basis der Zentralzelle angeheftet sind und von dieser gleichsam nach oben wachsen. Der Unterschied ist aus einem Vergleich von Fig. 384, *2*, S. 612 und Fig. 390, *3* leicht ersichtlich.

Die Sproßsysteme der Bostrychien sind bisweilen nur aufsteigend, d. h. die Basis liegt dem Substrat auf, während die übrigen Teile sich über dasselbe erheben, nicht selten aber kommen auch Formen vor, welche mit den Hauptsprossen dem Substrat ganz aufliegen und nur Seitensprosse nach aufwärts senden (Fig. 390, *2*). Dorsiventralität ist demnach häufig stark ausgeprägt, häufig nur in einer schwachen Einrollung der Scheitel angedeutet. Die Seitensprosse stehen

in zwei Reihen bisweilen ganz auf den Flanken (Fig. 390, *1*), bisweilen stark dorsal verschoben (Fig. 390, *2*). Fast gewinnt es nach Andeutungen bei den Autoren den Anschein, als ob die Dorsiventralität mehr oder weniger weitgehend von außen könnte induziert werden.

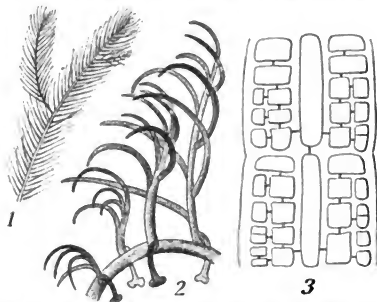


Fig. 390 n. FALKENBERG. *1 Bostrychia calliptera;* Sproßstück. *2 Bostr. radicans;* Sproßstück. *3 Bostr. vaga;* Sproßstückchen im Längsschnitt.

Man wird im allgemeinen geneigt sein, die Bostrychien, schon auf Grund ihrer Lebensweise, als vegetativ reduzierte Formen zu betrachten; sind sie das nicht, dann stehen sie den primitivsten Gruppen der Rhodomelaceen recht nahe und würden von dem Bindeglied, welches man zwischen Callithamnien und Ceramien einerseits, den Polysiphonien andererseits konstruieren möchte, vielleicht nur durch ihre dorsiventralen Neigungen abweichen.

Über die Haftorgane siehe in einem späteren Kapitel.

B. Dorsiventrale Rhodomelaceen.

An die Gruppen der durchaus radiären Lophothalien und Polysiphonieen schließen sich noch zahlreiche Formen mit meist ausgeprägt dorsiventralem Bau an. Die Sprosse derselben sind in den niederen Gliedern dieser Reihen gerundet, bei den höheren aber werden sie häufig auf ganz verschiedene Weise zu breiten Flächen ausgestaltet, welche bei den Pollexfenien einerseits, den Amansien, Dictyoneuren usw. andererseits zu dem eigenartigsten gehören, was in der ganzen Florideengruppe auftritt.

a. Pterosiphonieen.

Pterosiphonia pennata Roth (Fig. 391, *1*) ist eine der einfachsten und der Polysiphonia ähnlichsten Formen. Der kriechende Hauptsproß erzeugt aufrechte Seitenzweige, welche alternierend zweizeilige Äste tragen. Die meisten von diesen stellen Kurztriebe dar, einige aber werden Langtriebe. Pterosiphonia parasitica geht schon einen Schritt weiter (Fig. 391, *2*). Die aufrechten Sprosse lassen bei wiederholter Verzweigung die einzelnen Triebe an ihrer Basis verschmelzen, und so resultiert ein schön fiederig verzweigter, aufrecht stehender, blattähnlicher Sproß. Die Verwachsung der Seitensprosse unter einander und mit ihrem Muttersproß steigert sich bei Pt. complanata und erst recht bei Symphyocladia, wo direkt lebermoosartige Gebilde zustande kommen, oder bei Dictymenia, die ein Laubblatt imitiert (Fig. 391, *5*).

Bei den soeben genannten Gattungen liegt von Anfang an eine alternierend zweizeilige Verzweigung vor, bei Aphanocladia dagegen tritt uns am Scheitel eine Anordnung der Seitenglieder nach $^1/_4$ entgegen. Wenn hier trotzdem Gebilde zustande kommen, die mit ihren alternierend zweizeiligen Ästen

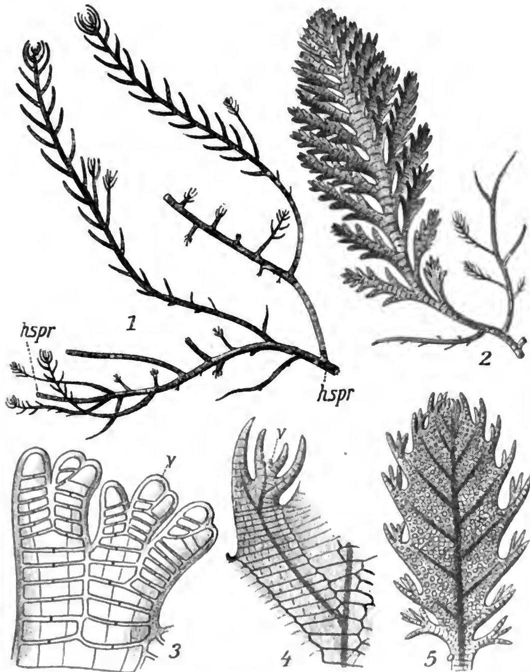


Fig. 391 n. Falkenberg. *1 Pterosiphonia pennata* Rth. *hspr* kriechender Hauptsproß. *2 Pterosiph. parasitica* Roth. *3 Pterosiph. complanata;* Sproßscheitel. *v* Scheitelzelle des Hauptsprosses. *4 Dictymenia Sonderi;* Stück einer ‚Laubfläche'. *5* dies.; ganzer Sproß.

den Pterosiphonien sehr ähnlich sind, so erklärt sich dies aus der Tatsache, daß von den vier Längszeilen der Zweige zwei unentwickelt bleiben; sie sind nur als kleine rhombische Zellen erkennbar.

Über die Verwachsung der Polysiphonia-ähnlichen Fäden zu jenen Flächen berichten wir einiges weiter unten (s. Pollexfenieen) und bemerken hier nur, daß die blattähnlichen Gebilde ihre Entstehung nicht bloß in

der Zellanordnung, sondern auch in ihrer „Bezahnung“ zu erkennen geben; bei Dictymenia z. B. stellt jeder Zahn der Laubfläche einen im Wachstum stehen gebliebenen Vegetationspunkt (Fig. 391, *4*) dar.

b. Herposiphonieen.

Die Herposiphonia wurde wegen ihres dorsiventralen Scheitels schon früh von NÄGELI, später von GOEBEL, AMBRONN, FALKENBERG untersucht. Wir folgen der Darstellung des letzteren, die einige ältere irrige Angaben berichtigte.

Herposiphonia. Herposiphonia tenella sitzt auf Posidonien, Caulerpen usw. Die Hauptsprosse kriechen über das Substrat hin (Fig. 392, *1*) und bilden auf ihren Flanken gleichfalls kriechende Langtriebe (*ltr*), auf dem Rücken dagegen entwickeln sie aufrechte mit Haaren versehene Kurztriebe (*ktr* Fig. 392, *1*), und auf der Bauchseite endlich treten Rhizoiden hervor, welche sich in Berührung mit dem Substrat saugnapfartig verbreitern (Fig. 392, *4*). Wie bei vielen dorsiventralen Organen ist der Scheitel (und zwar nach aufwärts) eingerollt (Fig. 392, *1*, *2*) oder doch eingekrümmt. Jedes von der Scheitelzelle gebildete Segment produziert ein Seitenglied, dessen Stellung zu den Nachbarn Schema 392, *3* wiedergibt, in welchem mit a und α die dorsalen Kurztriebe, mit b und β die lateralen Langtriebe bezeichnet sind. Danach folgt auf drei teils rechts, teils links gestellte Kurztriebe abwechselnd rechts und links ein Langtrieb. Die Kurztriebe tragen am Ende einige schraubig gestellte Haartriebe; an den kriechenden Langtrieben werden solche niemals entwickelt. Das gilt für Herposiphonia tenella, andere Arten der Gattung haben etwas andere Stellungsverhältnisse, doch bleibt die Dorsiventralität stets gewahrt.

Wie Kurz- und Langtriebe zu den Perizentralen der Hauptachse gestellt sind, zeigt dann noch Fig. 392, *4*. In summa finden wir fünf perizentrale Zellen. Die zwei ventralen liefern Haftorgane. Die Langtriebe entspringen zwischen den lateralen und ventralen Zellen. Die Kurztriebe entstehen jeweils rechts und links von der dorsalen Reihe (vgl. auch den Scheitel Fig. 392, *2*).

Dipterosiphonia. Dipterosiphonia bildet an seinem dorsiventralen Scheitel die Äste nach Schema 392, *8* aus (vergl. auch Fig. 392, *6*). Danach kann man Astpaare unterscheiden, welche mit einander alternieren, ein ab-Paar wechselt mit einem $\alpha\beta$-Paar regelmäßig ab; die $a(\alpha)$-Sprosse stehen annähernd dorsal, die b(β)-Sprosse dagegen lateral. Die Bauchseite entwickelt wieder Rhizoiden. In jedem Paar wird nun der ältere basiskope Sproß (a, α) zu einem Kurztrieb, der jüngere dagegen (b, β) zu einem Langtrieb, wenigstens bei Dipt. rigens (Fig. 392, *7*). Die Kurztriebe sind hier aufgerichtet, die Langtriebe kriechen und sind reich verzweigt. Bei Dipt. heteroclada dagegen (Fig. 392, *5*) sind sowohl die aα-Sprosse als die bβ-Sprosse niederliegend, doch sind die ersteren kurzdornig, die letzteren größer und gefiedert. Die Fiederzweige haben in der Regel ein begrenztes Wachstum, doch zeigen einige von ihnen andauerndes Längenwachstum und damit ein Verhalten wie die Muttersprosse.

Ctenosiphonia u. a. An die Herposiphonieae reihe ich einige Formen, wie Ctenosiphonia, Ophiocladus und Lophosiphonia. FALKENBERG schließt dieselben von der Gruppe der Herposiphonien aus, ohne sie einer anderen einzureihen.

Die kriechenden Hauptsprosse jener Gattungen sind an der Spitze gegen das Substrat stark eingekrümmt, in den älteren Regionen gleicht sich die Krümmung aber aus und erst dann findet Festheftung durch Rhizoiden statt.

Die Seitensprosse sind vielfach Kurztriebe, welche bei Ophidocladus und Lophosiphonia in einer dorsalen Reihe angeordnet sind; dazu kommen bei der erstgenannten Form flankenständige Langtriebe; und laterale Kurztriebe sind es,

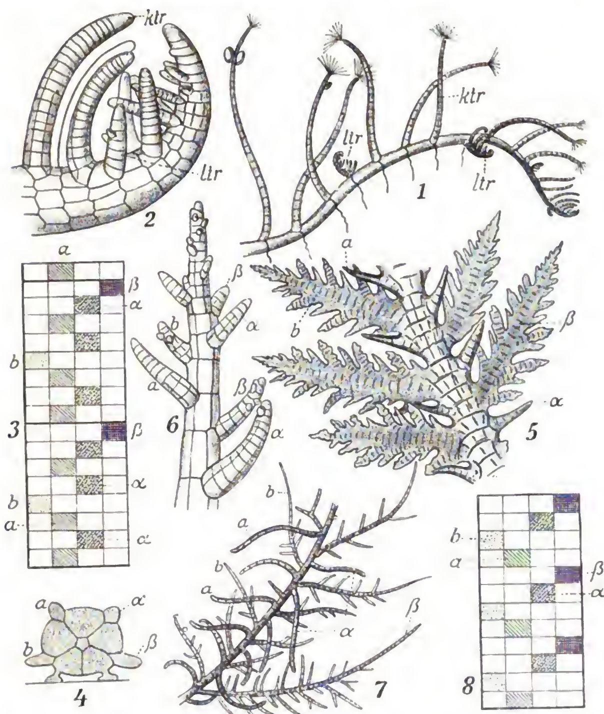


Fig. 392 n. FALKENBERG. *1—4 Herposiphonia tenella; 1* kriechender Sproß, *2* Scheitel eines solchen von der Seite, *3* Schema der Astverteilung. *4* Querschnitt des Sprosses. *5 Dipterosiphonia heteroclada. 6—8 Dipterosiphonia rigens; 6* Scheitel von oben, *7* Habitusbild (Sproßstück), *8* Schema der Zweigverteilung. *a, α, b, β* korrespondierende Äste (s. Text). *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb.

welche bei Ctenosiphonia die Hauptmasse der Seitensprosse ausmachen. Doch soll darauf unter Hinweis auf FALKENBERG nicht weiter eingegangen werden, da in dieser Beziehung prinzipiell Neues kaum zu berichten ist. Hervorgehoben sei nur noch, daß die Kurztriebe vielfach gegen die Spitze der Hauptsprosse

hin hakig gekrümmt sind, und daß bei Ctenosiphonia auf der konvexen Seite der Krümmung Haarsprosse einreihig exogen gebildet werden.

Der anatomische Aufbau unserer Gattungen weicht nicht von dem der Herposiphonien oder Polysiphonien ab, nur ein durchgreifender Unterschied ist vorhanden: die Seitenorgane mit Ausnahme der haarförmigen werden endogen angelegt (vgl. S. 604, Fig. 380, *6*).

c. Placophora und Pollexfenia.

Pollexfenia und Placophora (Fig. 393, *3*) waren lange Zeit nur in Gestalt flacher Sprosse bekannt. Zu ersterer fand Falkenberg, zu letzterer derselbe Autor sowie auch Goebel die Keimpflanzen, nachdem schon ältere Angaben von Agardh, Askenasy u. a. über die erwachsenen Pflanzen gemacht waren. Danach kann man die Gattungen direkt von Polysiphonien herleiten resp. an solche anschließen, denn eine junge Placophora ist von einer jungen Polysiphonia kaum zu unterscheiden (Fig. 393, *2*); erst nach Erreichung eines gewissen Alters entwickeln sich an der Basis des keulenförmigen aufrechten Sprößchens (Fig. 393, *2*) exogen flache Scheibchen, welche größtenteils dem Substrat aufliegen und sich später zu gelappten Sprossen (Fig. 393, *3*) ausgestalten, die größere Algen krustig überziehen (Fig. 393, *1*). Ober- und Unterseite sind an den Krusten deutlich unterscheidbar.

Auch der Keimling von Pollexfenia ist vertikal, die aus seiner Basis entspringenden Seitensprosse liegen für eine kurze Strecke dem Substrat auf, erheben sich dann aber über dasselbe und, während sie unten schmal und dabei dorsiventral sind, verbreitern sie sich nach oben erheblich zu stark gelappten Gebilden von bilateralem Bau (Fig. 393, *4*).

Ein Vergleich der letztgenannten Gattungen mit Ptero- und Dipterosiphonien usw. läßt keinen Zweifel darüber, daß auch sie als Polysiphoniasprosse aufgefaßt werden müssen, welche in einer Ebene verwachsen sind.

Die bei jenen Anfangsgliedern der Reihe noch lockere Verbindung wird bei Pollexfenia und Placophora zu einer festen Vereinigung, die in üblicher Weise als kongenitale Verwachsung bezeichnet werden mag. Es resultiert eine Scheitelkante, vergleichbar derjenigen von Ralfsia, Coleochaete scutata, Padina u. a.

Bei den Pterosiphonien einfachster Art beschränken sich die Verwachsungen auf die Basis der Äste; sie bestehen nur darin, daß die Perizentralen der unteren Astsegmente einseitig entwickelt sind. Jene fehlen dort, wo der Seitenzweig dem Hauptsproß angedrückt wird.

Bei Pterosiphonia complanata sieht man (vgl. Fig. 391, *3*) bereits eine weiter gehende Vereinigung der Seitensprosse, und zudem macht sich hier eine etwas modifizierte Teilung der Scheitelzelle bemerkbar (Fig. 393, *5*). Die Segmentierungswand (*sw*) liegt stark seitlich geneigt, und die Querwand (*qw*), welche die Astanlage (*a*) vom Segment trennt, fällt ziemlich weit nach innen. Die Folge davon ist, daß sich die Seitensprosse gleichsam am Hauptsproß entlang schieben (Fig. 393, *3*) und mit ihm wenigstens zum großen Teil dauernd in Verbindung bleiben.

Die bei Pterosiphonia noch getrennten Scheitelzellen der Haupt- und Seitensprosse sind dann bei Pollexfenia, Placophora u. a. zu einer gleichmäßigen Kante fest vereinigt. Die Zusammensetzung ist aus Schema 393, *6* sofort klar.

Auch Fig. 393, 7 dürfte, besonders nach einem Vergleich mit Fig. 393, 5 und 391, 3, übersichtlich genug sein, um eine eingehende Besprechung unnötig zu machen. Die Zellen *v* sind die Scheitelzellen der relativen Hauptsprosse, die durch schräge Wände von ihnen abgegliederten Zellen *a* sind die Anfänge von Seitensprossen. Sie gliedern sich zunächst durch einfache Querwände, sobald aber aus ihnen ein Seitenzweig höherer Ordnung gebildet werden soll, tritt auch eine schräge Wand auf (Fig. 393, 6 rechts).

Ist unsere Auffassung richtig, so müssen die axilen Zellreihen (die Zentralzellen) der Polysiphonien auch noch an den Flachsprossen der Pollexfenien und Placophoren nachweisbar sein. Tatsächlich lassen die

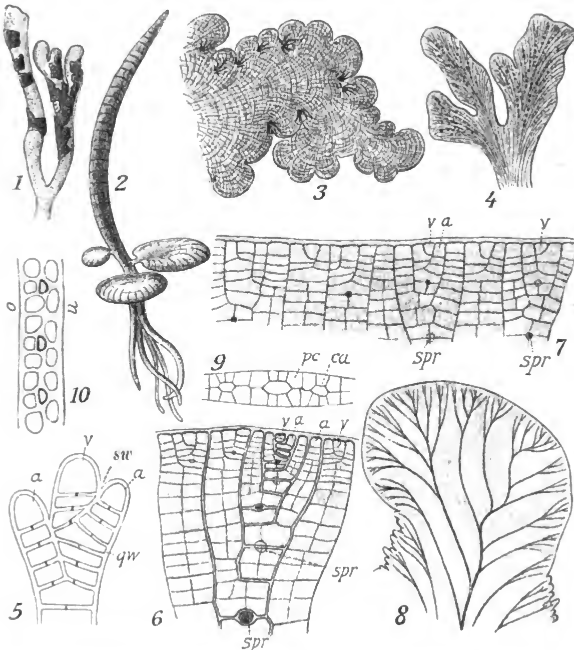


Fig. 393 n. Falkenberg u. Goebel. *1* Zweig von *Codium* mit *Placophora Binderi*. *2* Keimling von *Placophora* mit jungen Scheiben. *3* ältere Kruste von ders. *4* flacher, aufrechter Sproß von *Pollexfenia pedicellata*. *5* Scheitel von *Pterosiphonia complanata*. *6* Schema der Zell-Anordnung bei *Pollexfenia*. *7* Rand eines wachsenden *Pollexfenia*-Sprosses. *8* Stück der *Placophora* mit „Nervatur". *9* Querschnitt des Sprosses von *Symphyocladia*. *10* dass. von *Placophora*. *ca* Zentralachse. *pc* Perizentralen. *spr* Sprößchen. *v* Scheitelzellen. *a* Äste. *sw* Segmentwand. *qw* Trennungswand des Astes vom Segment. *o* oben, *u* unten.

letzteren schon bei ganz geringer Vergrößerung eine Art Nervatur erkennen (Fig. 393, *8*), und Querschnitte (Fig. 393, *9*, *10*) weisen nach, daß in jedem „Nerven" immer eine zentrale Zelle gefunden wird, umgeben von ihren

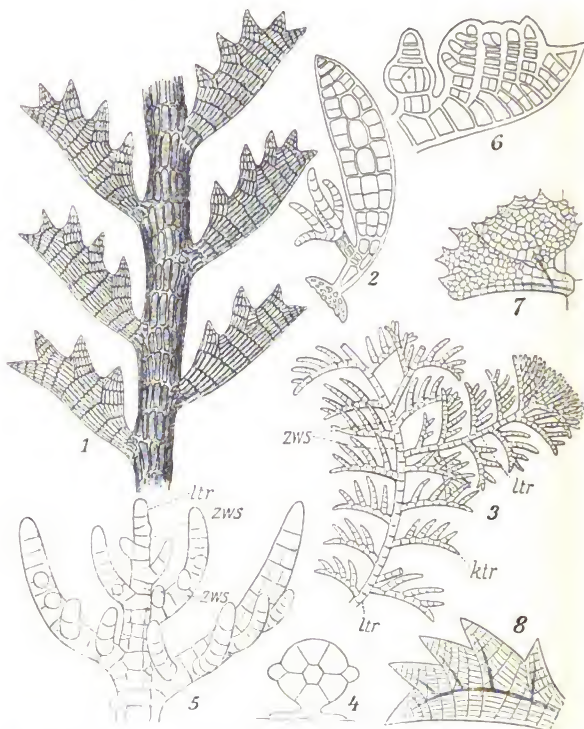


Fig. 394 n. Falkenberg u. Original. *1 Polyzonia elegans;* Stück eines Sprosses mit Phyllocladien. *2 Euzoniella incisa;* Keimpflanze mit Anlage des kriechenden Seitensprosses. *3* dies.; Sproßstück. *4* dies.; Querschnitt des kriechenden Sprosses (Schema). *5* dies.; Sproßscheitel. *6*, *7* Phyllocladien von *Euzoniella adiantiformis*. *8* dass. von *Polyzonia elegans*. *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb. *zws* sterile Zwischensegmente.

Perizentralen. Nähere Untersuchung ergibt dann noch, daß die Perizentralen an den seitlichen Verwachsungsstellen benachbarter Äste nicht oder nur wenig entwickelt werden, während sie natürlich gegen die Flächen hin

voll zur Geltung kommen. Wo die laubartigen Flächen dorsiventral sind (Placophora) kann die Zahl der Perizentralen auf der Unterseite geringer sein als auf der Oberseite (Fig. 393, *10*).

Die Berechtigung, die in Rede stehenden flachen Sprosse von normalen Polysiphonien herzuleiten, ergibt sich schließlich noch aus der Tatsache, daß, wenigstens bei Pollexfenia, auf beiden Flächen Sprößchen angelegt werden (Fig. 393, *6*, *7 spr*), welche meist nur eine geringe Entwickelung erfahren, vielfach aber auch zu Trägern der Sexualorgane werden. Auch bei Placophora u. a. können die liegenden Flächen späterhin wieder „Polysiphoniasprosse“ produzieren, welche Fortpflanzungsorgane tragen.

d. Polyzonieae.

An Pollexfenia, Placophora u. a. reihen sich die Polyzonieen insofern an, als auch sie alle zunächst einen kurzen vertikalen Hauptsproß produzieren, von welchem dann seitlich exogen dorsiventrale Zweige entsandt werden. Diese erst machen die Hauptmasse der fraglichen Pflanzen aus.

Euzoniella.

Bei Euzoniella ist der Hauptsproß (Fig. 394, *2*) an der Basis gerundet, oben flach. Aus dem zweituntersten Segment desselben entspringt seitlich ein Zweig und dieser nimmt dann, auf dem Substrat hinkriechend, die in Fig. 394, *3* wiedergegebene Form an. Ein Querschnitt des kriechenden Hauptsprosses zeigt sechs Perizentralen, drei nach oben, drei nach unten gekehrt (Schema 394, *4*). Die mittlere untere produziert die Haftorgane. Eine Revision des Scheitels (Fig. 394, *5*) zeigt genau auf den Flanken des Langtriebes (wie auch Schema 394, *4* ergibt) Kurztriebe, welche dem Substrat angedrückt sind. Jedes zweite Segment des Hauptsprosses liefert (alternierend) einen Kurztrieb (Fig. 394, *5*) und diese erzeugen bei Euzoniella incisa auf ihrer (dem Substrat natürlich abgekehrten) Rückenseite eine Reihe von Seitentrieben, die ebenfalls begrenztes Wachstum haben und dadurch dem Ganzen ein



Fig. 395. Orig. *Polyzonia elegans*; ganz schwach vergr.

flossenartiges Aussehen verleihen (Fig. 394, *3*, *5*). Bei anderen Euzoniellen sind die „Flossenstrahlen“, d. h. die dorsalen Kurztriebe zweiter Ordnung zum Teil verzweigt, und wenn sie dann mit einander seitlich verwachsen (Fig. 394, *6*, *7*), kommen (einschichtige) Phyllocladien zustande (Euz. adiantiformis), die den Blättern von Lebermoosen, Farnen usw. ungemein ähnlich sind.

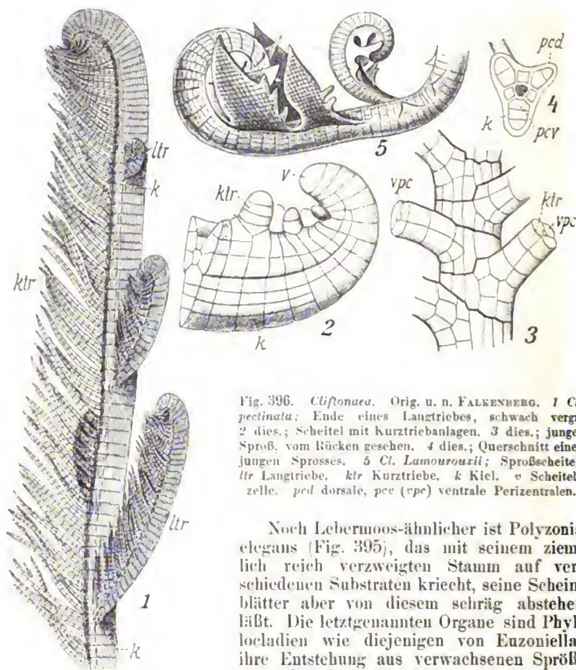


Fig. 396. *Cliftonaea.* Orig. u. n. FALKENBERG. *1 Cl. pectinata:* Ende eines Langtriebes, schwach vergr. *2* dies.; Scheitel mit Kurztriebanlagen. *3* dies.; junger Sproß, vom Rücken gesehen. *4* dies.; Querschnitt eines jungen Sprosses. *5 Cl. Lamourouxii;* Sproßscheitel. *ltr* Langtriebe. *ktr* Kurztriebe. *k* Kiel. *v* Scheitelzelle. *pcd* dorsale, *pcv* (*vpc*) ventrale Perizentralen.

Polyzonia. Noch Lebermoos-ähnlicher ist Polyzonia elegans (Fig. 395), das mit seinem ziemlich reich verzweigten Stamm auf verschiedenen Substraten kriecht, seine Scheinblätter aber von diesem schräg abstehen läßt. Die letztgenannten Organe sind Phyllocladien wie diejenigen von Euzoniella; ihre Entstehung aus verwachsenen Sprößchen dürfte aus Fig. 394, *1* u. *8* ohne weiteres deutlich sein.

Der Aufbau der Polyzonia wird durch die Entwickelung eines Kieles kompliziert, der sich auf der Bauchseite sowohl an den Hauptsprossen als auch an den Phyllocladien bildet. Einzelheiten darüber berichtet FALKENBERG.

Cliftonaea. Die bei den Polyzonien nur schwache Kielbildung ist bei der Cliftonaea ungemein ausgeprägt. Der stark eingerollte Scheitel produziert in alternierender Stellung zwei dorsale Reihen von Kurztrieben (Fig. 396, *1*, *2*). Dieselben sind bei Cl. pectinata fädig, aus einer axilen und drei peri-

zentralen Zellreihen zusammengesetzt (Fig. 396, *3*); sie erscheinen unverzweigt (Fig. 396, *1*).

Die Perizentralen der Langtriebe sind orientiert wie bei Enzoniella (Fig. 394, *4*) und es läßt sich nun zeigen, daß schon in unmittelbarer Nähe des Scheitels die mittlere Längsreihe der am Bauch gelegenen Perizentralen zu einem breiten Kiel (*k*) auswächst, ebenso wachsen am Rücken zwei Perizentralreihen (die rechts und links gelegene) zu längs verlaufenden Flügeln aus (Fig. 396, *2*, *4*), welche die Basis der dorsalen Kurztriebe umschließen.

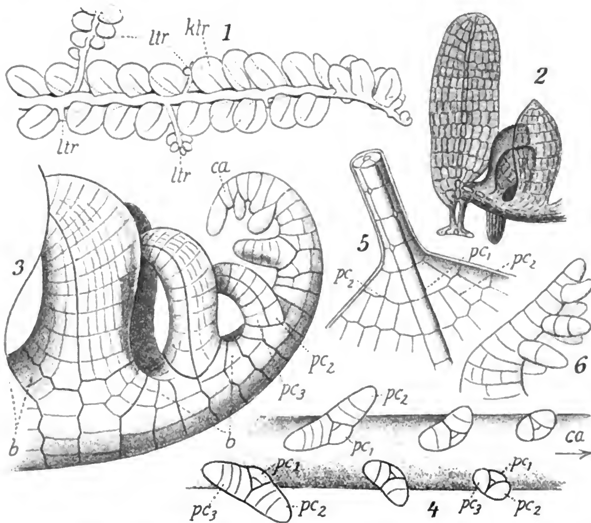


Fig. 397. *Leveillea jungermannioides* n. GOEBEL u. FALKENBERG. *1* Stück eines Sprosses. *2* primäre Achse mit kriechendem Seitensproß. *3* Scheitel eines Langtriebes. *4* Langtrieb vom Rücken gesehen mit jungen Kurztrieben (Schema). *5* Spitze eines flachen Kurztriebes von innen gesehen, z. T. nicht verbreitert. (Links muß pc_3 statt pc_2 stehen.) *6* dasselbe mit Haartrieben. *ltr* Langtriebe. *ktr* Kurztriebe. *ca* Zentrale Achse. pc_1 usw. Perizentralen resp. deren Derivate. *b* Basis der Flachsprosse.

Cliftonaea Lamourouxii wird in ihrem Aufbau dadurch noch bunter, daß auch die dorsalen Kurztriebe ihre ventrale Perizentralzelle (entsprechend der Zelle *vpc* Fig. 396, *3*) zum Kiel ausbildet und außerdem diesem letzteren gegenüber dorsalwärts kurze Seitensprosse erzeugt, womit wiederum der Habitus beblätterter Sprosse erzielt wird (Fig. 396, *5*).

Unter allen hier besprochenen Formen weist aber doch Leveillea jungermannioides die weitgehendste Imitation der Lebermoose auf (vgl. auch GOEBEL). Die kriechenden Sprosse, welche wieder von einer vertikalen Primärachse entspringen (Fig. 397, *2*), tragen seitwärts ausgebreitete Phyllo- *Leveillea.*

cladien, welche sogar die unterschlächtige Deckung der Jungermannienblätter wiederholen (Fig. 397, *1* u. *3*).

Die wiederum zweizeilig alternierenden dorsalen Kurztriebe besitzen in der Jugend drei annähernd gleiche Perizentralen wie diejenigen von Cliftonaea, nur liegt hier im Gegensatz zu jener Gattung eine Perizentralzelle (pc_1) nach innen und deren zwei schräg nach außen (pc_2 pc_3, Schema 397, *4*). Diese letzteren bilden durch wiederholte Teilung die breiten einschichtigen Phyllocladien, die übrigens ihre Entstehung gelegentlich noch an der Spitze verraten. Sie enden nämlich zuweilen mit einer runden Spitze (Fig. 397, *5*), die nicht bloß die drei Perizentralen erkennen läßt, sondern auch seitlich Haarsprosse erzeugt (Fig. 397, *6*).

Die Flachsprosse werden an ihrer Basis mit dem Hauptsproß noch dadurch verbunden, daß die Perizentralen des letzteren an ihrer Berührungsstelle mit den Flügeln des Phyllocladiums lokales Wachstum und einige Teilungen inszenieren (bei *b* Fig. 397, *3*).

Soweit das Verhalten der Kurztriebe in den verschiedenen Gattungen der Polyzonieen.

Die Langtriebe entstehen im Gegensatz zu jenen endogen, ebenso wie das auf Seite 604 geschildert wurde, und zwar geht bei Cliftonaea, Enzoniella und Polyzonia die endogene Entwickelung auf die Zwischensegmente zurück, von welchen wir oben (S. 627 berichteten, daß sie von der Kurztriebbildung ausgeschlossen seien (Fig. 394, *zws*). Demnach sind bei jenen Gattungen die Hauptsprosse mit ihren axilen Zellen die Ursprungsorte der seitlichen Langtriebe, bei Leveillea dagegen entspringen die letzteren aus der Basalzelle der Phyllocladien in einer im einzelnen noch aufzuklärenden Weise. Dadurch nähert sich die letztgenannte Gattung, wie mir scheint, denjenigen Polysiphonien, bei welchen die Seitenorgane an der Basis der Haartriebe gebildet werden.

Der angegebenen Entstehung zufolge schließen auch im erwachsenen Zustande die Langtriebe der Leveillea immer an ein Phyllocladium an und zwar an dessen akroskopen Rand. Dabei ist die aus Fig. 397, *1* leicht zu ersehende Stellung derart, daß einem Langtrieb der linken Flanke stets ein solcher auf der rechten schräg gegenüber steht — der Stellung der Phyllocladien entsprechend. Auf ein solches Langtriebpaar folgen erst einige sozusagen sterile Phyllocladien, dann entstehen wiederum die Langtriebe paarweise usw.

Bei den übrigen vorerwähnten Gattungen sind, wie das die Entwickelung bedingt, die Beziehungen zwischen Lang- und Kurztrieben einfacher resp. weit lockerer. Zwar kann jedes Segment, das keinen Kurztrieb entwickelte, einen Langtrieb hervorbringen, jedoch treten die letzteren meistens nur vereinzelt und auch vielfach unregelmäßig auf (vgl. Enzoniella Fig. 394, Polyzonia Fig. 395, Cliftonaea Fig. 396), oder die vorhandenen Anlagen kommen unregelmäßig zur Entwickelung. Bei den drei zuletzt behandelten Gattungen stehen die endogenen Äste stets auf den Flanken, deshalb harmoniert ihre Stellung bei Enzoniella mit derjenigen der Kurztriebe, weicht aber von dieser ab bei Polyzonia und Cliftonaea.

e. Amansieae.

Auch für die Amansieen vermutet Falkenberg, daß die meist in Büscheln beisammen stehenden dorsiventralen Sprosse von einer kurzen, vertikalen Hauptachse ausgehen; doch ist absolut Sicheres bislang nicht erwiesen.

Halopithys (Rytiphloea) pinastroides Kütz. (Fig. 398, *1*), welche besonders eingehend von Ambronn studiert wurde, besitzt gerundete Sprosse, welche in der Nähe des Scheitels fünf Perizentralen aufweisen. Die jüngste von ihnen liegt genau ventral (Nr. 5 Fig. 398, *3*, *5*). Schon früh werden nun auf der Rückenseite (*d*) (in Verbindung mit Perizentrale Nr. 1 resp. Nr. 2) Haartriebe (*ktr* Fig. 398, *2*, *3*) angelegt. Ihrer Entstehung nach müssen sie eine dorsale Reihe (Fig. 398, *2*) bilden, und diese ist auch für fast alle anderen Amansieen charakteristisch. *Halopithys.*

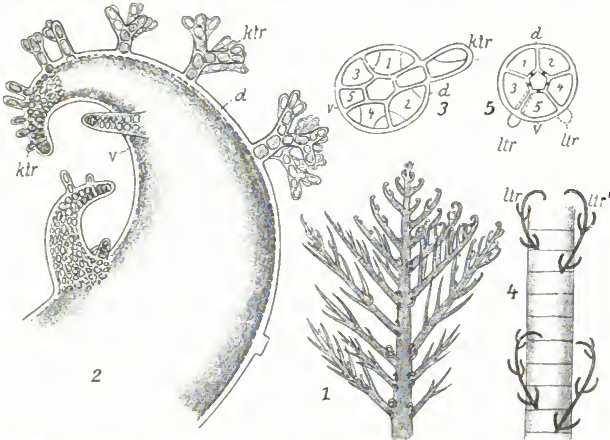


Fig. 398. *Halopithys* (*Rytiphloea*) *pinastroides* n. Falkenberg u. Ambronn. *1* Sproß, schwach vergrößert. *2* Scheitel von der Flanke gesehen. *3* Schema für die Entstehung der dorsalen Kurztriebe (im Querschnitt). *4* Sproß von der Bauchseite; Schema für die Stellung der Langtriebe. *5* Schema für die Entstehung der ventralen Langtriebe (im Querschnitt). *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb. *v* Bauch-, *d* Rückenseite.

Kurz nach dem Auftreten der Haartriebe beginnen auch in den Perizentralen zahlreiche Teilungen, die zur Bildung einer ziemlich dicken „Rinde“ führen.

Etwas später als die Kurztriebe entstehen auf der Bauchseite[1]) endogen die Langtriebe und zwar meist paarweise derart, daß zwei benachbarte Segmente je einen Sproß liefern (Fig. 398, *4*). Auf solche „fertilen“ Segmente folgen in wechselnder Anzahl sterile, erst dann wird wieder ein Sproßpaar gebildet. In einem Paar divergieren die Seitensprosse etwa um ein Fünftel von einander, d. h. sie kommen einmal rechts, einmal links von der ventralen Reihe von Perizentralen zum Vorschein (Fig. 398, *5*). Nicht alle

[1]) Die Bezeichnung Rücken- und Bauchseite wird wohl nicht immer gleichmäßig angewandt. Entspricht nicht der Haarsprosse-tragende „Rücken“ von Halopithys dem „ventralen“ Kiel der Cliftonaea? Freilich, um die Namen zu ändern, müßte man erst sicher wissen, ob und wie die dorsiventralen Sprosse von Halopithys u. a. an einer vertikalen Primärachse entstehen.

angelegten Seitensprosse bilden sich gleichmäßig aus (Fig. 398, *1*). Die meisten verzweigen sich in der angegebenen Weise von neuem; besonders reichlich und meist sehr zeitig treten aus der Basis der Äste neue Triebe endogen hervor (Fig. 398, *1*, *2*).

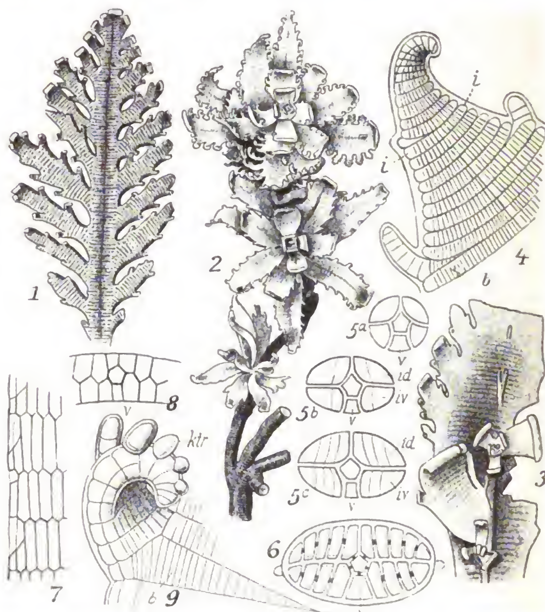


Fig. 399 n. Falkenberg. *1 Amansia multifida*, Sproß. *2—9 Amansia glomerata*; *2*, *3* Rosettenbildende Sprosse, *4* Scheitel eines Sprosses, *5* Schemata der Zellteilung (Flügelbildung). *6* endogene Äste (Schema), *7* Kante eines älteren Sprosses, *8* Querschnitt desselben, *9* Rand eines Sprosses mit endogenem Seitensproß. *v* ventrale Perizentrale. *id* dorsale, *iv* ventrale Initiale (*i*) der Flügel. *ktr* Kurztrieb. *b* Basalteil der Seitensprosse.

Scheinbar im schroffsten Gegensatz zu Halopithys steht die Gattung *Amansia.* Amansia mit ihren blattähnlichen, zum Teil gefiederten Sprossen (Fig. 399), und doch beruht der Unterschied beider Genera nur auf einer verschiedenen Entwickelung der Perizentralen.

Die gegen die Bauchseite eingerollten Scheitel produzieren auch bei Amansia auf dem Rücken eine Zeile von Haartrieben, deren einzelne Glieder anfänglich mit einander verwachsen sind und sich erst nachträglich von einander lösen und damit entfaltet werden.

Rollt man den Scheitel zurück, so findet man die normale Scheitel-

zelle (Fig. 399, *4*) und kann nachweisen, daß (wieder in Übereinstimmung mit Halopithys) die Segmente in fünf Perizentralen zerlegt werden, deren jüngste auf der eingekrümmten Bauchseite liegt (Fig. 399, *5 v*). Die letztere bleibt in Zukunft unverändert, die übrigen vier Perizentralen aber, von denen zwei bauchwärts und zwei rückenwärts gekehrt sind, zerfallen durch Längswände in je eine innere und eine äußere Zelle. Erstere bleibt fernerhin ungeteilt, die letztere aber (*id*, *iv* Fig. 399, *5b*) fungiert als Initiale. Indem sich in ihr die Längsteilungen wiederholen (Fig. 399, *5*), kommt auf den Flanken eine Verbreiterung resp. Flügelbildung der ursprünglich runden Achsen zustande, die besonders in Fig. 399, *5c* und 399, *4* leicht ersichtlich ist. In letzterer sind auch die regelmäßigen Reihen der Flügelzellen erkennbar, und diese Regelmäßigkeit bleibt gewahrt, weil keinerlei Querteilungen nachträglich einsetzen. Jede Querreihe entspricht einem Segment.

Die Flügel der Amansia sind ihrer Entstehung nach natürlich zweischichtig, und dabei bleibt es hier auch. Eine Verbindung zwischen Zellen der beiden Schichten durch Tüpfel ist ursprünglich nicht gegeben und wird auch sekundär nicht herbeigeführt; dagegen schieben sich die Zellen nachträglich so in einander, wie es Fig. 399, *7* von der Fläche, 399, *8* im Querschnitt wiedergibt, und sekundäre Tüpfel entstehen zwischen den auf einander folgenden Querreihen, indem hier, wie immer, das basiskope Ende einer jeden Flügelzelle eine kleine „Tüpfelzelle" abgliedert.

Die endogenen Äste der Amansien stehen genau auf den Flanken, meist alternierend, und müssen sich (Schema Fig. 399, *6*) zwischen den beiden Flügelschichten einen Weg nach außen bahnen. Dabei werden die Reihen der Flügelzellen auseinander gedrängt und mehr oder weniger abgelenkt, wie eine Betrachtung von der Fläche (Fig. 399, *4*) leicht ergibt. Die entstehende Lücke wird von der Basalzelle des Seitensprosses (*b* Fig. 399, *4*, *9*) her ausgefüllt, indem sie ventral- und dorsalwärts Zellen abgibt, was im einzelnen nicht weiter erörtert werden kann.

Tritt dann der Seitensproß über die Flügelränder des Muttersprosses hervor, so teilt er sich wie dieser; die Flügelränder beider schließen an einander an (Fig. 399, *4*, *9*).

Die letzten Auszweigungen schauen oft nur mit ihren Spitzen über den Rand der Muttersprosse hervor, sie erscheinen dann als Zähne des blattartigen Körpers.

Auch die Seitensprosse können natürlich dorsale Kurztriebe entwickeln (Fig. 399, *9*, *ktr*).

Aus den angeführten Daten erklärt sich der Aufbau von Am. multifida (Fig. 399, *1*). Bei Am. glomerata aber (Fig. 399, *2*) treten noch Komplikationen hinzu, die den Habitus der Pflanze total verändern. Abgesehen von der stärkeren Flügelbildung unterscheiden sich die primären Sprosse der letzteren Art wenig von denjenigen der anderen. Später jedoch treten auf der Mittelrippe, d. h. dort, wo die primäre, axile Zellreihe verläuft (Fig. 399, *3*), Sprosse auf, welche Falkenberg als adventive bezeichnet. Ihre Entwickelung ist nicht genau verfolgt, nur soviel ist sicher, daß sie nicht aus der axilen Zellreihe hervorgehen.

Es bleibt aber nicht bei der Bildung eines Sprosses, vielmehr erzeugt derselbe auf seiner Basis wiederum einen Adventivsproß und so weiter; daraus resultieren dann die in Fig. 399, *2* wiedergegebenen Rosetten von flachen Sprossen, die im übrigen in ihrem Aufbau nicht vom primären abweichen.

Mit Beginn der Rosettenbildung setzen in den Zellen, welche die

primäre axile Zellreihe unmittelbar berühren, Teilungen ein und führen zur Entwickelung eines derben Rindengewebes, das zu einer dicken Mittelrippe zusammenschließt. Die Flügel des primären Sprosses gehen schließlich zugrunde; übrig bleibt nur die derbe Rippe, an welcher dann die Rosetten scheinbar regellos sitzen.

Vidalia. Von Amansia unterscheidet sich Vidalia (Fig. 400, *1*) in erster Linie dadurch, daß die Flügel dicker sind, wie überhaupt der ganze Sproßkörper fester erscheint; das hat seinen Grund darin, daß die Flügelzellen nachträglich Teilungen parallel zur Oberfläche erfahren; damit geht die Zweischichtigkeit verloren und es resultiert auch in den Flügeln eine kleinzellige Rindenschicht, welche die größeren mittleren Zellen überdeckt.

Die meisten Vidalia-Arten sind durch schraubige Windungen ihres Thallus ausgezeichnet (Fig. 400, *1*), diese entstehen dadurch, daß die Seitensprosse der Hauptachsen, die meistens nur als Sägezähne am Thallus hervortreten, auch da Flügel entwickeln, wo sie zwischen den Flügelzellen des Muttersprosses eingeklemmt sind (*f* Fig. 400, *2*). Daraus muß eine ganz erhebliche Flächenvergrößerung des Flügelrandes resultieren, die unweigerlich zu Schraubenwindungen führt, weil die axilen Zellen mit ihrer Umgebung kein entsprechendes Längenwachstum aufzuweisen haben.

Auch bei Vidalia treten Adventiväste auf der Mittellinie auf und diese besorgen die eigentliche Verzweigung (Fig. 400, *1*); die Flankenäste bilden, wie geschildert, ausschließlich die Bezahnung der Langtriebe.

Rytiphloea. Die buschartig wachsende, wiederholt fiederig verzweigte Rytiphloea tinctoria, untersucht von FALKENBERG und AMBRONN, weist keine nennenswerten Unterschiede von Amansia resp. Vidalia in ihrem Aufbau auf. Die Flügel sind nur sehr wenig entwickelt und zeigen Berindung wie diejenigen von Vidalia. Damit werden sie der oben besprochenen Halopithys weitgehend ähnlich und man kann wohl die Frage stellen, ob man Halopithys von Rytiphloea-Amansia herleiten solle oder umgekehrt diese von jenen. Vielleicht ist beides nicht erforderlich. Man wird wohl als Ausgangspunkt Formen annehmen müssen, die weder Flügel noch Berindung, sondern nur fünf Perizentralen hatten.

Neurymenia. An Amansia oder Vidalia schließen sich weiter noch einige eigenartige Formen an, bei welchen der Flügeltypus modifiziert ist. Dahin gehört zunächst Neurymenia (Fig. 400, *3*) mit dem blattartigen Thallus, der auf seiner Fläche vielfach Adventiväste trägt. Man kann die Gattung auffassen als eine ganz schmale Amansia, deren endogene, ebenfalls ziemlich schmale Äste sämtlich mit einander an den Flügelrändern verwachsen sind (Fig. 400, *4*, *5*) Da jedes Glied der Zentralachse (*ca* Fig. 400, *4*) einen Seitensproß erzeugt, stehen diese so dicht, daß sie sich von Anfang an berühren; auch später werden sie nicht getrennt. Im Zusammenhang mit dieser dichten Lagerung ist die Flügelbildung auf eine Kante der Seitensprosse beschränkt und zwar auf diejenige, welche dem Hauptsproß abgekehrt ist, wie sich das aus einem Querschnitt ergibt, welchen Fig. 400, *5* reproduziert.

Die vereinigten Seitensprosse sind nur an ihren Spitzen frei, hier endigen sie mit kurzen, dornartigen Sprossen, die das ganze „Laub“ fein gezähnt erscheinen lassen (Fig. 400, *6*) und im übrigen an Dictymenia (S. 621) erinnern.

Wie bei Vidalia tritt an etwas älteren Thallomen Berindung der Flügel ein, und dazu wird durch reichliche Teilungen der Perizentralen die axile Zellreihe in eine dicke Gewebemasse eingebettet, die auch als derbe Mittelrippe nach außen hervortritt.

Die endogenen Flankenäste, welche durch Verwachsung die Thallusfläche herstellen, haben fast immer ein begrenztes Wachstum, höchstens an einigen Stellen des Thallusrandes liefern sie durch gesteigertes Wachstum neue Zweige

von der Form des Hauptsprosses (Fig. 400, 3). Neue Laubsprosse entstehen aber außerdem durch adventives Aussprossen der Mittelrippe, ganz so wie bei Vidalia u. a.

Auch bei Neurymenia fehlt die dorsale Astreihe nicht, welche wir schon so oft erwähnten, doch entwickeln sich an Stelle der Haartriebe nicht selten größere Sprosse.

Außerdem beobachtet man auf den Thallusflächen (Fig. 400, 6) Reihen von kleinen, meist kurz bleibenden Sprößchen. Sie stehen, wie leicht ersichtlich

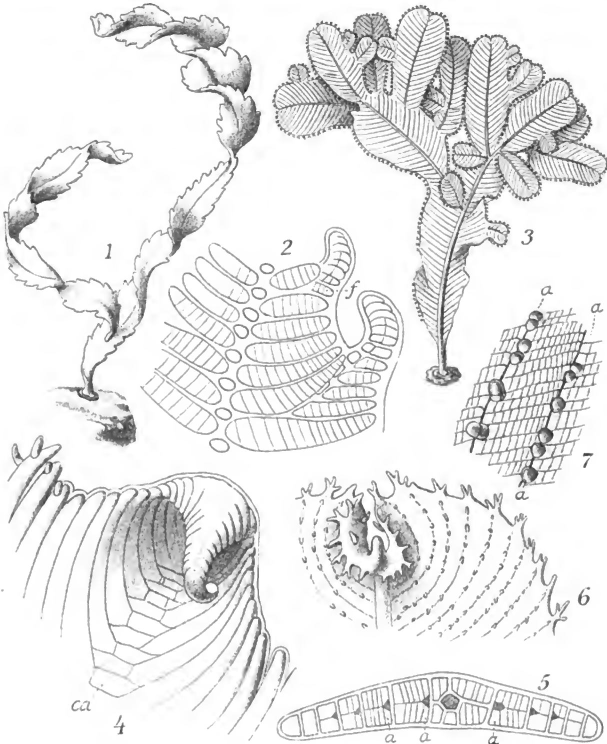


Fig. 400 n. Falkenberg u. Okamura. *1 Vidalia volubilis.* Habitusbild. *2* dies.; Stück eines Sprosses von der Fläche gesehen. *3 Neurymenia fraxinifolia;* Habitus. *4* dies.; Scheitel. *5* dies.; Querschnitt des Laubes. *6* dies.; Stück eines älteren Sprosses. *7* dies.; Stück von der Fläche eines alten Sprosses. *ca* zentrale Achse. *f* Flügel der Seitensprosse. *a* kurze Zweige auf der Fläche resp. deren Entstehungsorte.

(Fig. 400, 7), über den axilen Zellen der Flankenäste, gehen aber nicht aus diesen hervor, sondern aus den sie bedeckenden Perizentralen (bei *a*, Fig. 400, 5), sind also exogen.

Diese flächenbürtigen Sprosse Adventiväste zu nennen, widerstrebt mir, wissen wir doch, daß die Perizentralen bei nicht wenigen Rhodomeleen normale Zweige produzieren können.

Lenormandia. Die eigenartigste Amansiee dürfte Lenormandia sein mit ihren zungenförmigen Einzelsprossen, die in verschiedener Weise mit einander kombiniert sind (Fig. 401).

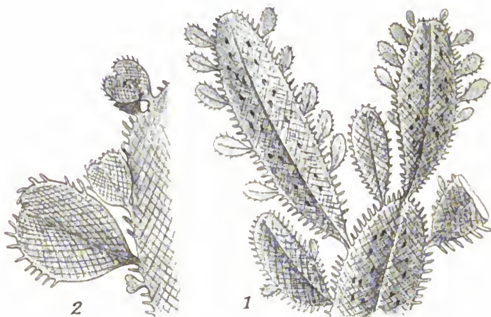


Fig. 401. *Lenormandia marginata* Hook. n. Falkenberg. *1* Sproßsystem. *2* Thallusstück mit Randsprossen.

Der Scheitel ist zwar gestaltet wie bei anderen Amansieen, doch fehlt bisweilen an ihm die dorsale Haarbildung, und bei Len. marginata z. B. vermißt man auch die sonst übliche Einrollung; dadurch und durch manche andere Erscheinungen wird die Dorsiventralität etwas verwischt.

Die Flügel werden angelegt wie bei Amansia, während aber die Verschiebung (Fig. 399, 7, 8) der dorsalen und ventralen Flügelschicht bei jener Form relativ gering war, schieben sich hier die ungleichnamigen Zellreihen der Flügel so durch- resp. nebeneinander, daß das Ganze zeitweilig scheinbar einschichtig wird. Später freilich erscheint es durch tangentiale Rindenteilungen wieder mehrschichtig.

Die primären Flügelzellen sind sehr groß, sie erhalten durch die Verschiebungen rhombische Form, und da sie durch die von ihnen aus gebildeten Rindenzellen hindurchschimmern, weisen die ganzen Sprosse eine rautenförmige Felderung auf (Fig. 401).

Endogene Astbildung ist bei Lenormandia nirgends mehr vorhanden; was an Seitensprossen gebildet wird, entsteht aus dem Rande der Hauptsprosse (Fig. 401), und zwar aus den Initialen der ventralen Flügelschicht. Außerdem kommen auf der normal gebildeten Mittelrippe Adventivsprosse zum Vorschein.

Je nach den Spezies wird die eine oder die andere Form der Sprosse stärker entwickelt, und bei Len. Smithiae treten noch flächenbürtige, verbreiterte Kurztriebe in so großer Zahl hinzu, daß das Ganze aussieht wie eine Schneckenzunge. Diese Gebilde entstehen aus den Flügelzellen selbst oder doch aus Berindungszellen, welche direkt von diesen abgegliedert werden.

Andere Amansieen übergehe ich und füge nur noch hinzu, daß Protokützingia sechs Perizentralen besitzt; sie entspricht der Halopithys, von ihr leiten sich wohl die übrigen komplizierten Formen her.

Nach unseren obigen Schilderungen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die dorsiventralen Rhodomelaceen den radiären gegenüber als abgeleitete zu betrachten sind, und es wird auch kaum Bedenken hervorrufen, wenn man von den Lophothalieen ausgehend zu Polysiphonieen, Chondrieen usw. emporsteigt. Nur wird man die Frage aufwerfen müssen, ob die Gruppe der Lophothalieen die niederste der Rhodomelaceen ist oder die Dasyeen, welche keine Perizentralen führen.

Ich meinerseits möchte am liebsten auf Antithamnion und ähnliche Formen zurückgreifen und annehmen, daß von ihnen die Ceramien und Spyridien einerseits, die Lophothalien usw. andererseits ausgingen. Dementsprechend sehe ich in den Dasyen reduzierte Formen, welche die Fähigkeit der Perizentralzellbildung ganz oder zum Teil eingebüßt haben. Eine Bestätigung meiner Auffassung erblicke ich in dem Umstande, daß monosiphone Abschnitte der Dasyen plötzlich polysiphon werden, wenn die Tetrasporenbildung beginnt (s. unten Stichidien); das scheint mir als ein reduzierter Zustand leicht, als ein rudimentärer schwer verständlich. Falkenberg freilich ist anderer Meinung, er stellt gerade die Dasyen an den Anfang der ganzen Rhodomelaceenreihe und leitet von ihnen die Lophothalien her.

Über solche Fragen ist schwer zu rechten und vielleicht kommt die Kompromißannahme der Wahrheit am nächsten, wonach Lophothalien wie Dasyen auf die gleichen Anti- und Callithamnien zurückgehen, kommen doch unter letzteren vielfach sympodiale Formen vor.

Die dorsiventralen Rhodomelaceen reihen sich dann in ihren einfachsten Formen unschwer direkt an die Polysiphonien an; und es erscheint nicht unmöglich, von diesen aus eine mehr oder weniger kontinuierliche Reihe bis zu den recht abweichenden Lenormandien zu konstruieren.

Tun wir das, so bestätigen wir unsere Andeutungen auf S. 599. Durch mannigfache Verwachsung, Fortbildung oder Reduktion der typischen Polysiphoniasprosse entstehen die buntesten Gestalten, Imitationen teils von Formen aus anderen Algengruppen, teils von solchen aus den höheren Regionen des Gewächsreiches, und alle diese Metamorphosen haben mich gereizt, die Rhodomelaceen etwas ausführlicher darzustellen als der Leser vielleicht erwartet hat. Im Übrigen klingt das alles an die Siphoneen an, die ja durch Verweben und Umgestalten der grünen Schläuche Analoges erreicht haben.

III. Jugendstadien; Haftorgane usw.

Jugendstadien.

Die Keimungsgeschichte der Florideen ist aus naheliegenden Gründen nur in wenigen Fällen gut und lückenlos verfolgt, immerhin ist einiges bekannt geworden.

Zunächst darf betont werden, daß nach allen bis jetzt vorliegenden Erfahrungen ein Unterschied im Verhalten der Karpo- und Tetrasporen bei der Keimung nicht vorhanden ist.

Die nackten Zellen treiben eine Zeit lang im Wasser und wenn sie mit einem geeigneten Substrat passiv in Berührung kommen, haften sie sich fest. Das mag zum Teil durch Ansaugung geschehen unter gleichzeitiger Veränderung der Kugelform, es erfolgt aber auch z. B. bei Polysiphonia (nach DERICK) durch Ausscheidung von Schleim. Der Bildung des letzteren dürfte die Umhüllung der nackten Zelle mit Membran vorausgehen. Ob in anderen Fällen die Membranbildung der Anheftung vorausgeht oder folgt, ist nicht immer klar, und deshalb ist auch nicht zu erkennen, ob etwa erst Kontakt mit dem Substrat diesen Prozeß auslöst.

Bei nicht wenigen Florideen ersteht aus den Sporen ohne weitere Zwischenglieder sofort eine Pflanze vom Charakter der Eltern, z. B. bei fast allen Ceramiaceen und Rhodomelaceen (Fig. 402). In der keimenden Spore bildet sich zeitig eine Wand, welche wie bei Fucus Sproßpol und Wurzelpol scheidet, und alsbald führen weitere Teilungen zur Ausgestaltung des ersten Sprosses (Fig. 402, *1—3*) und des Rhizoides, das sich zum Haftorgan weiterbildet. Ob äußere Faktoren richtungsbestimmend auf die Lage der ersten Wände einwirken, ist nicht untersucht.

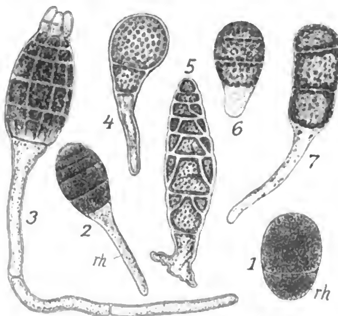


Fig. 402 n. THURET u. PRINGSHEIM. *1—3* Keimlinge von *Chondria tenuissima*. *4*. *5* dies. von *Ceramium rubrum*. *6*, *7* dies. von *Callithamnium corymbosum*.

Schon nach relativ wenigen Teilungsschritten sind häufig die Keimlinge aus den beiden genannten Familien als Angehörige bestimmter Gruppen zu erkennen. Man beachte nur die in Fig. 402, *3*, *5*, *7* wiedergegebenen Jugendstadien von Chondria, Ceramium, Callithamnion, Beispiele, die sich wohl beliebig vermehren ließen.

Den Ceramien und Rhodomelaceen diametral gegenüber stehen die Florideen aus der Batrachospermumgruppe; hier wird ein stark entwickelter Vorkeim gebildet, an welchem, oft recht spät, erst die Sproßformen entstehen, welche man schlechthin als normale zu bezeichnen pflegt. Diese Dinge sind von THWAITES, WARTMANN, SIRODOT, SETCHELL, KETEL, BRAND, PETER, SCHMIDLE, BORNEMANN, ATCHINSON studiert und späterhin häufiger, z. B. von GOEBEL, behandelt worden. Während THWAITES die Prozesse an Lemanea zuerst beschrieb, ist SIRODOT's Arbeit über Batrachospermum die umfassendste; seine Befunde gründen sich nicht auf die Kultur der Alge, sondern allein auf sorgfältige, fast liebevolle Beobachtung der Pflanzen an ihren Standorten. Die zu schildernden Vorkeime wurden in alten Zeiten alle der Gattung Chantransia zugezählt. Sie sind derselben im vegetativen Aufbau tatsächlich äußerst ähnlich.

Die Karposporen von Batrachospermum und ebenso auch die Monosporen entwickeln einen Keimschlauch, der nach SCHMIDLE an dem Ende hervortritt, welches der Tragzelle zugekehrt war. Durch mehr oder weniger reiche Verzweigung des Keimfadens wird eine oft fast parenchy-

matische Sohle gebildet, welche dem Substrat fest aufliegt (Partie radicante nach SIRODOT). Von der Sohle erheben sich häufig aufrechte Fäden (Partie ascendente), wenig verzweigt und aus tonnenförmigen Zellen gebildet. Diese bilden mit der Sohle zusammen das, was SIRODOT Prothalle nennt. Sie werden bei allen Spezies gebildet, treten aber bei einigen Arten (B. vagum usw.) besonders hervor. Dort schließen sie oft zu einem dichten Lager zusammen und bilden in ihren Endzellen Monosporen.

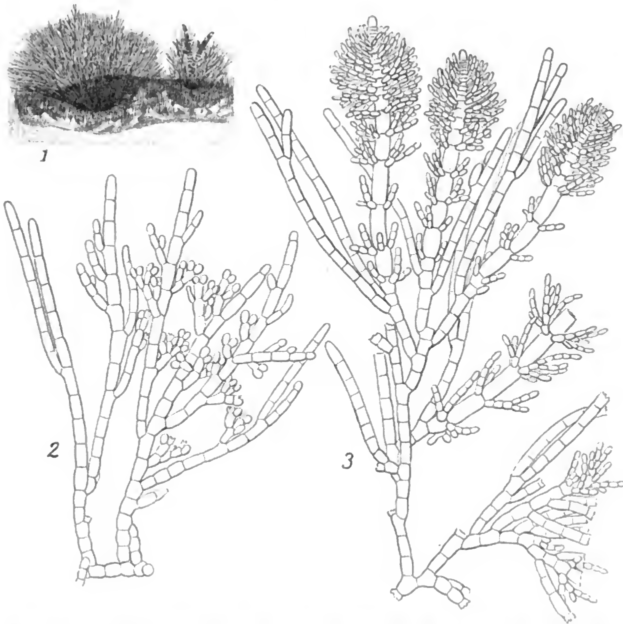


Fig. 403 n. SIRODOT. *1 Batrachospermum Bruzienae;* Räschen der Jugendstadien; rechts mit jungen Langtrieben. *2 Batrachospermum ectocarpum;* Jugendform mit Monosporen. *3* dies. mit Anlagen der Langtriebe.

Bei anderen Arten (B. moniliforme u. a.) sind diese torulösen aufsteigenden Fäden seltener; statt dessen treten, mit den ersteren freilich durch Übergänge verbunden, Chantransia-artige Fäden auf, d. h. aufgerichtete Sprosse aus zylindrischen Zellen zusammengesetzt, deren Äste niederer Ordnung straff aufgerichtet erscheinen (Fig. 403, *2*). Die Äste höherer Ordnung spreizen mehr seitwärts ab, bilden Büschel und produ-

zieren an diesen ebenfalls Monosporen. Gerade in letzterem Fall ist eine frappierende Ähnlichkeit mit Chantransia ganz unleugbar (Fig. 403, *2*).

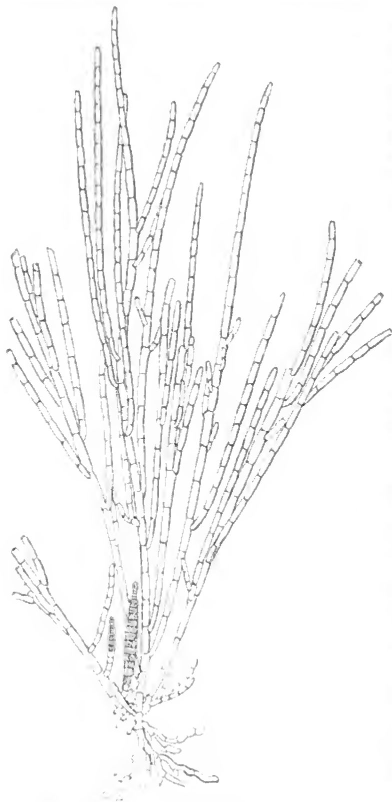


Fig. 404. *Lemanea*-Vorkeim n. SIRODOT.

Die chantransioiden Fäden oder die torulösen aufgerichteten werden nun später durch normale Batrachospermum-Sprosse abgelöst, indem sowohl aus der Sohle direkt als auch aus den von ihr entspringenden Fäden verschiedener Art dicke, monosiphone Zweige hervorgehen, welche unter Spitzenwachstum und Wirtelbildung zu Batrachospermen werden (Fig. 403, *1*, *3*).

Der soeben geschilderte Entwickelungsgang der Batrachospermen ist keineswegs unabänderlich; er wird nach SIRODOT von der Außenwelt stark beeinflußt. Im allgemeinen ist die chantransioide die Schattenform, Batrachospermum dagegen die Lichtform. Auch andere Faktoren können eingreifen und so bilden sich zweifellos an gewissen Standorten jahrelang nur immer neue Generationen von Pseudochantransien, und im Gegensatz dazu schreiten an anderen Plätzen die Sohlen sehr rasch zur Bildung der Batrachospermumsprosse. Zwischen diesen Extremen sind alle Übergänge vorhanden.

Der Varianten aber gibt es noch mehr. SIRODOT fand, daß nicht bloß die Sporen an der Mutterpflanze keimen können, er sah auch ab und zu, daß aus den sporogenen Fäden des Karposporenhaufens direkt neue Batrachospermen durch seitliche Verzweigung entstehen können. Damit werden also Monosporen, Sohle usw. völlig übersprungen.

Die nahe verwandte Tuomeya bildet nach SETCHELL ebenfalls eine Sohle mit aufrechten Fäden.

Ähnliches gilt für Lemanea und Sacheria, die übrigens nach ATKINSON sich bezüglich der Dichtigkeit der Sohlen ein wenig verschieden verhalten.

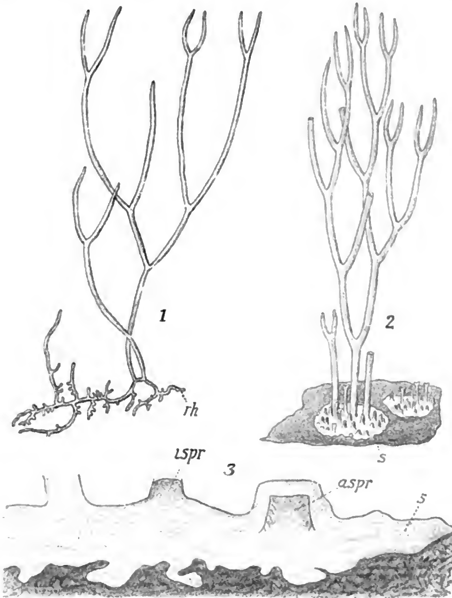


Fig. 405 n. KÜTZING u. DARBISHIRE. *1 Furcellaria fastigiata. rh* Rhizom. *2 Polyides rotundus. s* Sohle. *3 Phyllophora Brodiaei;* Sohle mit überwallten alten (*aspr*) und wachsenden jungen (*ispr*) Sprossen.

Aus den Sohlen der Lemanea können sich sehr zeitig aufrechte, monosiphone, verzweigte Fäden erheben (Fig. 404), diese entsenden nicht selten nach abwärts Rhizoiden und letztere wiederum lassen bei Berührung mit dem Substrat sekundäre Sohlen mit allen Eigenschaften der primären hervorgehen, etwa so wie das oben (Seite 264, Fig. 162) für Cladophora angegeben wurde.

An den chantransioiden Fäden wurden Monosporen bislang nicht beobachtet, sie lassen aber bald die normalen Lemanea-Sprosse entstehen (Fig. 404), welche zunächst wie bei Batrachospermum aus einer Zellreihe mit Scheitelzelle zusammengesetzt sind. Aus dieser entwickeln sich durch

Längs- und Querteilungen die fruchtenden Triebe. Solche können nach Brand auch aus Wandungszellen der Borsten, die gegen Austrockuung widerstandsfähig sind, unter Ausschaltung der Sohle hervorgehen, chantransioide Fäden freilich sind immer Vorläufer derselben.

Batrachospermum und Lemanea stehen aber mit ihren Jugendformen keineswegs isoliert da, sie sind nur häufiger beschrieben worden als diejenigen vieler anderer Florideen, die aus rein äußeren Gründen seltener zur Beobachtung kommen.

Chester berichtet über Chantransia-ähnliche Jugendstufen bei Nemalion; aus unseren Figuren 356 und 326 ergibt sich, daß Gloeosiphonia einerseits, Platoma andererseits stark an Batrachospermum anklingen, und Berthold beschreibt ähnliches für eine Anzahl anderer Cryptonemiaceen. Unter letzteren ist bei Halarachnion die Zusammensetzung der Sohlen aus einzelnen Fäden noch leicht erkennbar, in anderen Fällen aber liegen kompakte Scheiben mit Randwachstum vor. Die Sohlen werden durch Teilung mehrschichtig oder anders ausgedrückt: sie bestehen wie Ralfsia, Cruoria u. a. aus zahlreichen fest verbundenen aufrechten Fäden.

Fast genau so entwickelt sich die Sohle von Phyllophora nach Darbishire; Polyides und viele andere noch reihen sich an. Über die Art und Weise, wie die aufrechten Sprosse aus den Sohlen, den sog. Basalscheiben oder Basallagern, entstehen, wurde schon oben berichtet.

Manche Cryptonemiales entwickeln immer nur einen Sproß aus der Sohle, andere, z. B. Grateloupia, Nemastoma, dagegen deren mehrere. Florideen anderer Gruppen folgen bald dem einen, bald dem anderen Typus. Zahlreiche Sprosse entspringen z. B. aus den Haftscheiben von Polyides (n. Kützing, Fig. 405, *2*), von Phyllophora (nach Darbishire), von Dumontia (nach Brebner), von Corallina (n. Solms); doch können wohl verschiedene Arten einer Gattung in diesem Punkte differieren.

Alle Einzelheiten solcher Art zu erörtern scheint mir unnötig, dagegen verdient wohl die Tatsache Erwähnung, daß manche Florideen im erwachsenen Zustande mit kriechenden Sprossen (Rhizomen) versehen sind, aus welchen erst die aufrechten Triebe entspringen. In welcher Weise sich die niederliegenden Teile von den Sohlen oder überhaupt von den Jugendstadien herleiten, ist mir nicht bekannt. Wir finden solche bei Furcellaria (Fig. 405, *1*), Alsidium, Helminthochorton, Bryocladia usw.

Bei Gelidium entspringen die Rhizome nach Haufe an der Basis aufrechter Sprosse und breiten sich dann auf dem Substrat aus, für Furcellaria ist ähnliches wahrscheinlich (Fig. 405, *1*), doch ist das noch genauer zu untersuchen, ebenso bedürfen viele Rhodomelaceen und auch Vertreter anderer Gruppen erneuter Untersuchung, die freilich in vielen Fällen nicht leicht zu bewerkstelligen sein dürfte.

Neben den beiden bislang beschriebenen Keimlingsformen, dem aufrechten Typus der Ceramio-Rhodomeleen und dem Scheiben- resp. Sohlentypus zahlreicher anderer Florideen gibt es nun noch einen dritten, den man vielleicht als Halbkugeltypus bezeichnen kann. Wir haben schon oben für Chylocladia auf Grund Solms'scher und Davis'scher Angaben berichtet, daß die Sporen dieser Gattung zunächst in Oktanten zerlegt werden (Fig. 406, *6*), und daß die entstehenden kugeligen Zellkörper später an der substratwärts gekehrten Seite Rhizoiden (Fig. 406, *7*) entwickeln, während sie selbst hohl werden. Auch Rhabdonia bildet nach Derick Kugelkeimlinge. Thuret zeichnet ähnliches für Polyides (Fig. 406, *4*, *5*) und ich beobachtete den direkten Zerfall der keimenden Spore durch verschieden gerichtete Querwände gelegentlich bei Dumontia. In diesem letzten Falle

handelte es sich wohl um ähnliche Dinge, wie sie Thuret für Corallina zeichnet (Fig. 406, *1—3*). Es liegen Halbkugeln vor, welche später in etwas mehr abgeflachte Gebilde übergehen. Diese produzieren dann (Fig. 406, *3*) (wenigstens bei den Corallinen) die Langtriebe. Bei den übrigen soeben erwähnten Formen ist die Weiterentwickelung unbekannt. Und deshalb ist auch vorläufig kaum darüber zu diskutieren, ob diese Kugelkeimlinge ontogenetisch oder phylogenetisch wohl in irgend eine Beziehung zu den Sohlen der früher besprochenen Florideen zu setzen sind. Der Gedanke liegt nicht so fern, weil im erwachsenen Zustande Dumontia u. a. ja eine normale Sohle aufweisen.

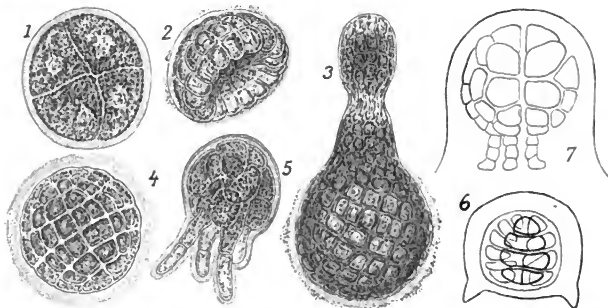


Fig. 406. Keimpflanzen n. Thuret u. Solms. *1—3* v. *Corallina rubens.* *4, 5* v. *Polyides rotundus.* *6, 7* v. *Chylocladia kaliformis;* teils von oben, teils von der Seite gesehen.

Alles zusammen genommen sind wir über die Jugendformen zahlreicher Florideen noch recht mangelhaft orientiert, und deshalb ist es kaum möglich, ein allgemeines Bild von diesen Dingen zu geben. Trotzdem ist das, was vorliegt, bereits vielfach von entscheidender Bedeutung, darauf wies Goebel besonders hin. Ohne die Kenntnis der Keimlinge ist Placophora (S. 624) immer falsch verstanden worden und die Jugendformen der Helminthocladien z. B. geben uns, wie mir scheint, ein Mittel an die Hand, um den in dieser Gruppe stark variierenden vegetativen Aufbau der Gattungen doch einheitlich zu verstehen. Sie alle gehen phylogenetisch aus von den Gliedern der echten Gattung Chantransia, die wir in der Einleitung beschrieben. Diese bildeten sich fort, indem sie bald einzelne Äste zu Zentralachsen der Langtriebe entwickelten, bald ganze Zweiggruppen zu „Mark-" oder Längsfäden in den aufrechten Sprossen heranbildeten, so wie wir das auf S. 540 schilderten.

Für die Familie der Cryptonemiaceen gilt ganz dasselbe.

Solchen Typen stehen dann freilich die Ceramiaceen, Delesseriaceen, Rhodomelaceen bezüglich der Keimung recht fern. Diese Familien gehören offenbar nicht nur ihrer Fruchtbildung, sondern auch ihrem vegetativen Aufbau nach zusammen, und das ist bereits in den Keimpflänzchen angedeutet, die ja alle von anfang an aufrecht stehen und zunächst von Chantransiaformen ganz differieren. Eine gemeinsame Basis des Verständnisses für diese beiden Keimlingsformen vermag ich vorläufig nicht zu finden.

Haftorgane.

Die Sohlen, welche wir eben als Ausgangspunkt für die aufrechten Sprosse schilderten, sind auch gleichzeitig die Organe, mit deren Hilfe sich die Florideen zum mindesten in der Jugend auf den Substraten festheften.

In vielen Fällen schmiegen sich die abwärts gekehrten Zellen resp. Zellmembranen dem Substrat einfach an und das genügt meistens auch bei ganz glatter Unterlage. Ist dieselbe rauh, so werden die Unebenheiten ausgefüllt (Fig. 405, Phyllophora) und damit ein um so besserer Stützpunkt gewonnen. In weiche oder zerklüftete Objekte werden vielfach Fortsätze getrieben (Fig. 386, 5, Janczewskia), die im einzelnen kaum etwas besonderes bieten. Solche Gestaltungen wechseln bei der gleichen Spezies je nach den Substraten, und bei Florideen wiederholt sich das, was schon für die Ectocarpeen usw. mehrfach erwähnt wurde, daß nämlich die gleiche Art auf festem Substrat scheibenartig wächst, während sie in weiche Unterlagen eindringt, indem sie die ganze Sohle in Fäden auflöst.

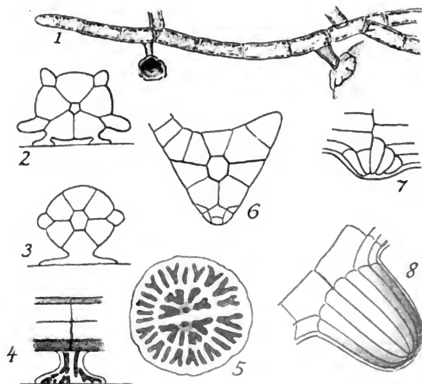


Fig. 407. Haftorgane n. Bornet u. Falkenberg. 1 *Spermothamnion flabellatum;* kriechender Sproß. 2 *Dipterosiphonia rigens;* Querschnitt des Stammes. 3, 4, 5 *Euzoniella incisa;* 3 Stamm quer, 4 ders. von der Seite, 5 Hafter von unten. 6, 7, 8 *Leveillea jungermannioides;* 6 Sproß quer, 7, 8 Sproßstück von der Flanke.

Das alles wird durch die primären, kriechenden Fäden besorgt, indes genügt die Sohle vielfach zur Festheftung nicht, z. B. nicht bei Batrachospermum, Lemanea u. a., wo die langen Sprosse anfänglich einem einzelnen Faden ansitzen. Bei solchen und vielen anderen Formen erfolgt die Festheftung durch Hyphen, welche aus der Basis der aufrechten Triebe hervorbrechen und sich zu einer festen Haftscheibe verschlingen, die dann die Sohle in der Regel vollends verdeckt.

Das erinnert an die Haftscheibenbildung bei Fucus u. a. Noch ähnlicher aber sind diesem Tang viele Ceramiaceen und Rhodomelaceen, bei welchen der Keimling anfänglich nur ein Rhizoid entwickelt. Hier wachsen später ebenfalls zahlreiche Hyphen aus den unteren Thalluszellen abwärts, um zur Haftscheibe zusammenzuschließen.

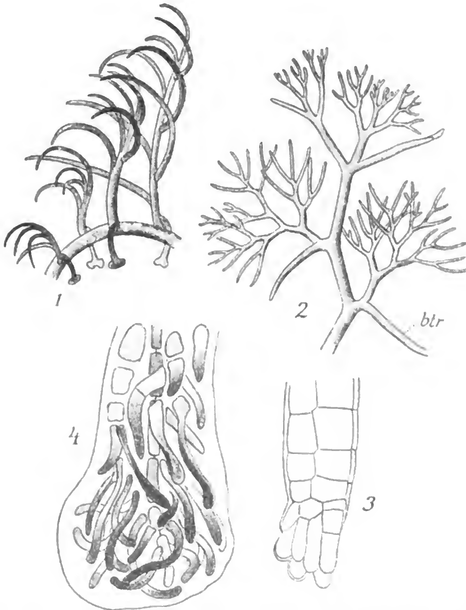


Fig. 408. *Bostrychia* n. Falkenberg u. Goebel. *1 B. radicans*; kriechender Sproß. *2 B. Moritziana*: Zweig. *3* dies.; Spitze eines Astes mit beginnender Rhizoidbildung. *4 B. Hookeri*; dasselbe etwas vorgeschritten. *btr* Basaltrieb.

Solchen vielzelligen Haftscheiben gegenüber finden sich andere, welche nur aus einer einzigen Zelle durch saugnapfartige Verbreiterung an deren Spitze gebildet werden. Solche finden sich z. B. schon (Fig. 402, *5*, S. 638) bei Ceramium-Keimlingen an dem primären Wurzelfaden, treten aber besonders bei Formen mit kriechenden Stämmchen in die Erscheinung. Sehr hübsch bilden z. B. Bornet-Thuret dieselben bei Spermothamnion ab (Fig. 407, *1*), und Falkenberg erwähnt sie mehrfach bei kriechenden Rhodomelaceen. Bei solchen sind vermöge der konstanten Lage der ganzen

Sprosse zum Substrat häufig ganz bestimmte Perizentralen für die Bildung der Hafter prädestiniert; das ergeben ohne großen Kommentar Fig. 407, *2* und *3*).

Besonders eigenartig sind die Haftorgane nach FALKENBERG bei Enzoniella. Zwei vor einander liegende Perizentralen entsenden hier abwärts je ein Rhizoid (Fig. 407, *4*). Beide erscheinen eng an einander gepreßt. In Berührung mit dem Substrat verbreitern sie sich an ihrer Spitze derart, daß eine Scheibe entsteht (Fig. 407, *5*), zu deren Bildung jedes Rhizoid genau die Hälfte beiträgt. Hand in Hand mit der Verbreiterung der Rhizoiden an ihrer Spitze geht eine wiederholte Gabelung derselben. Die Gabelästchen werden später zum Teil durch Wände abgegliedert (Fig. 407, *5*).

Bei Leveillea jungermannioides (vgl. S. 629) sind nach FALKENBERG die Hafter aus zahlreichen Zellen aufgebaut. Ventrale Perizentralen (Fig. 407, *6*) wachsen nach mehrfacher Teilung gemeinsam (kongenital) gegen das Substrat hin zu einem Höcker aus (Fig. 407, *7*, *8*). In Berührung mit der Unterlage lösen sich die Spitzen der Einzelzellen von einander, biegen um und wachsen strahlenförmig divergierend auf dem Substrat hin.

Polyzonia weicht von diesem Modus der Hafterbildung nicht erheblich ab.

Solchen Haftorganen ähnlich sind nun wieder diejenigen von Caloglossa, die zuerst NÄGELI, später GOEBEL, CRAMER, KARSTEN beschrieben haben (Seite 592). Hier wachsen an den sog. Knoten aus der Unterseite der Thallome Gruppen von Rindenzellen zu lose vereinigten Rhizoidbüscheln aus, welche die Festheftung besorgen.

Analog wachsen bei Bostrychia Harveyi immer nur in unmittelbarer Nähe eines Seitenastes Rindenzellgruppen zu einer Haftscheibe aus, während andere Arten der gleichen Gattung aus ganz beliebigen Kortikalelementen Rhizoidenbündel entstehen lassen, sobald eine Berührung mit dem Substrat stattfindet. Wieder anders verhalten sich Bostr. radicans, Moritziana u. a. (GOEBEL, FALKENBERG). Hier wird der erste (basale) Sproß eines seitlichen Zweigsystems (Fig. 408, *2 btr*) nicht zu einem Lang- oder Kurztrieb von normaler Form, sondern er wendet sich abwärts gegen das Substrat (Fig. 408, *1*). Zunächst hat er den normalen Bau von Sprossen, sobald er aber das Substrat berührt, wachsen seine Perizentralen zu Hyphen aus, welche das Organ festheften (Fig. 408, *3*, *4*).



Fig. 409. Orig. Präp. GRUBER. *Plocamium coccineum;* Enden einiger Äste in Haftscheiben umgewandelt.

Diese Gebilde, die auch bei Lomentaria impudica etwas modifiziert wiederkehren, mag man mit GOEBEL den Wurzelträgern der Selaginellen an die Seite stellen.

Die letztgenannten Pflanzen leben fast alle im Brackwasser

der Tropen. Daß aber mit dieser gleichartigen Lebensweise die ähnliche Hafterbildung zusammenhängt, ist kaum wahrscheinlich; denn Plocamium coccineum, das ganz anders vorkommt, bildet auch Haftscheiben an der Spitze von Ästen, soweit ich sehe, nur nach Kontakt mit festen Körpern (Fig. 409). NÄGELI und GOEBEL haben über dieselben berichtet, ihre, sowie ED. GRUBER's Präparate geben keinen Anhaltspunkt dafür, daß bestimmte Äste im voraus zur Hafterbildung ausersehen sind.

Adventiväste.

Schon bei Besprechung des vegetativen Aufbaues der Sprosse wurde mehrfach auf Adventiväste hingewiesen, und hier mag zunächt betont werden, daß es gar nicht selten bei normal wachsenden Pflanzen zur Bildung von Ästen kommt, welche mehr oder weniger unregelmäßig zwischen bereits vorhandene eingeschaltet werden. HAUFE hat u. a. das für Gelidium angegeben und bei CRAMER finden sich ebenfalls vielfache Angaben über Adventiväste bei Ceramiaceen; solche Gebilde treten auch auf bei Rhodomelaceen (Neurymenia u. a.), ferner bei Delesseriaceen usw.; solche Dinge brauchen hier nicht wieder berührt zu werden, höchstens könnte man darauf hinweisen, daß der Begriff „adventiv“ durchaus nicht überall geklärt ist, vieles bedarf auch hier der Nachuntersuchung, und z. B. wird man die Frage stellen, ob die fast gesetzmäßig auf der Mittelrippe von Delesseria u. a. auftretenden Sprosse wirklich adventiv sind.

Adventiväste sind aber auch häufig nach Verletzung, hier spielen sie die Rolle der Ersatzsprosse. Werden die normalerweise wachsenden Regionen durch Brandung, Tierfraß usw. beseitigt, so brechen nach erfolgtem Wundverschluß, soweit derselbe möglich ist, aus den ausgewachsenen Teilen neue Sprosse hervor, und zwar kann das fast an jeder beliebigen Stelle speziell bei den Formen erfolgen, welche keine Zentralfäden besitzen. Doch auch bei den Angehörigen des Zentralfadentypus ist fast jede Zelle zur Adventivbildung befähigt. Bei Lemanea können solche aus den Längsfäden hervorgehen, ferner aus Zellen der Rinde, die beim Austrocknen der Borsten nicht zugrunde gingen (BRAND), und nach ATKINSON produzieren gar die Zellen des Karpogonastes der gleichen Alge neue Pflanzen.

Bei Batrachospermum entstehen Adventivsprosse aus beliebigen Zellen der Wirteläste und vor allem sind die Berindungsfäden zu solcher Leistung befähigt. Speziell bei den ausdauernden Arten liefern die Berindungsfäden in den unteren Regionen nach Verletzung der oberen neue Sprosse resp. neue Pflanzen.

Auch hier ist das reichliche Detail kaum zu erschöpfen. Die obigen Beispiele mögen genügen.

Perennierende Florideen.

Zahlreiche Florideen sind einjährig resp. monokarpisch, sie sterben völlig ab, nachdem die Fortpflanzungsorgane gebildet sind, andere dagegen überdauern ungünstige Jahreszeiten, mag das nun der Winter oder Sommer sein, um bei Eintritt zusagender Außenbedingungen wieder auszutreiben.

Leider sind auch in dieser Richtung die Dinge sehr wenig untersucht; mangelnde Kultur und meist zu kurzer Aufenthalt an der See seitens der Beobachter tragen daran die Schuld.

Eine Anzahl von Beispielen stelle ich später in dem Kapitel „Überwinterung“ zusammen und erwähne hier nur, daß manche Florideen, wie Dumontia, mit Hilfe der Sohle überwintern, aus welcher sie dann jeweils im Frühjahr oder zu anderen günstigen Zeiten die aufrechten Sprosse entsenden, nachdem die alten lange vorher abgeworfen waren. Im Gegensatz dazu sistieren Furcellaria, manche Phyllophora-Arten usw. in ungünstigen



Fig. 410. Ersatzsprosse. *1 Ptilota serrata (Pterota plumosa)* n. CRAMER. *2 Phyllophora Brodiaei* n. DARBISHIRE. *3 Cryptonemia Lomation* n. BERTHOLD. Die jüngeren Sprosse sind hell gehalten.

Zeiten einfach ihr Wachstum, ohne merklich Sprosse einzubüßen; zu geeigneten Zeiten wachsen sie weiter, ohne daß ein Unterschied zwischen dem Neuzuwachs und den alten Teilen sichtbar würde. Ein dritter Fall steht zwischen dem ersten und zweiten. Die Sprosse sistieren ihr Wachstum im Winter, verlieren auch wohl Nebenäste und treiben mit erwachender Vegetation derart aus, daß neue und alte Teile scharf unterschieden sind (Fig. 410). Übergänge zwischen den drei von uns herausgehobenen Typen sind natürlich vorhanden.

Die Fortpflanzung.

I. Die Verteilung der Fortpflanzungsorgane.

Die Verteilung der Fortpflanzungsorgane unterliegt innerhalb der Florideenfamilie mannigfachem Wechsel.

Antheridien und Karpogonien kommen nicht selten auf ein und demselben Individuum vor, so z. B. regelmäßig bei Nemalieen wie Helminthora, bei Batrachospermum-Spezies, bei den Dudresnayen, Nemastoma-Arten, überhaupt bei nicht wenigen Cryptonemien, bei Bonnemaisonia asparagoides usw. Die weitaus große Mehrzahl der Florideen freilich ist diözisch. Die Diözie ist so häufig, daß Beispiele kaum zu nennen sind. Von prinzipieller Bedeutung aber ist die Frage nach der Geschlechterverteilung keineswegs, denn nahe verwandte Formen verhalten sich in dieser Richtung oft verschieden, z. B. ist Chantransia diözisch, die von ihr kaum zu trennende Balbiania aber ist monözisch. Im Gegensatze zu den meisten Batrachospermum-Arten sind einige Spezies diözisch usw.

Außerdem findet man gelegentlich bei normal zweihäusigen Arten einzelne Exemplare, welche einhäusig sind. BORNET erwähnt das für Nemalion, Callithamnion tetragonum, Dudresnaya coccinea usw.

Tetrasporen oder Monosporen fehlen, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, manchen Florideen völlig, z. B. ist Nemalion niemals mit solchen Organen gefunden, auch Tuomeya und Lemanea nicht. BERTHOLD zählt Dudresnaya purpurifera, Calosiphonia, Nemastoma, Gymnophloea usw. als tetrasporenlose Arten resp. Gattungen auf, auch sonst werden solche noch vorhanden sein: z. B. entbehrt Bonnemaisonia der Tetrasporen.

Freilich die unendlich überwiegende Masse der Florideen ist im Besitz von ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen. Diese sitzen bei Batrachospermum, ebenso bei Balbiania mit den Sexualorganen zusammen auf den nämlichen Individuen, mögen sie auch vielfach auf die Jugendstadien beschränkt sein (s. unten). Im übrigen sind sie in der Regel von ihnen getrennt, und für zahlreiche Gruppen spricht man mit Recht von besonderen Tetrasporenexemplaren, die oft schon äußerlich erkennbar sind. Doch auch hier kommen Schwankungen vor, und BORNET weist ausdrücklich darauf hin, daß man bei Durchsicht zahlreicher Individuen einer Art hier und da Exemplare findet, welche einzelne Tetrasporangien an Sexualpflanzen führen. Er selbst erwähnt das für Polysiphonia fibrillosa Harv., Chylocladia kaliformis, Solieria chordalis, Callithamnion corymbosum. Letzteren Fall bildet THURET auch ab. Besonders bei Ceramiaceen scheint das nicht selten zu sein. PRINGSHEIM erwähnt Tetrasporen auf Geschlechtspflanzen von Spermothamnion roseolum, ältere Autoren berichten ähnliches für verschiedene Callithamnien, Lejolisia usw.

Alle diese Befunde scheinen mir darzuthun, was ja fast selbstverständlich ist, daß die Tetrasporen- und Sexualorgane tragenden Individuen im Grunde nicht verschieden sind. Man darf die bei den niederen Florideen besonders häufigen Fälle, in welchen die verschiedenen Fortpflanzungsorgane auf denselben Exemplaren vereinigt sind, wohl als die ursprünglichen betrachten, von welchen die anderen sich (vielleicht unter dem Druck äußerer Verhältnisse) herleiten.

Daß die Außenwelt auch bei den Florideen auf die Entstehung und Verteilung der differenten Fortpflanzungszellen einen Einfluß ausübt, ist

zwar nicht experimentell bewiesen, läßt sich aber aus einigen allerdings lückenhaften Befunden vermuten. SOLMS gibt z. B. an, daß bei Neapel Corallinaweibchen recht selten sind; ich fand dort sehr reichlich Tetrasporenexemplare von Polysiphonia, während Geschlechtspflanzen nur in ganz mäßiger Zahl vorkamen usw. Im Gegensatz dazu pflegten bei Warnemünde in der Ostsee die Cystocarpien der Polysiphonien fast reichlicher aufzutreten als die Tetrasporen.

Man wird bei solchen gelegentlichen Beobachtungen zunächst an Verhältnisse wie bei Cutleria denken und im übrigen von der Zukunft Klärung des Sachverhaltes erhoffen.

II. Ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Florideen besitzt, wie wir sahen, neben der Sexualität eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche in der Regel durch die bereits auf Seite 535 erwähnten Mono- oder Tetrasporen, vereinzelt auch durch Brutzellen oder Brutknospen bewirkt wird. Über das Verhältnis dieser verschiedenartigen Organe zu den Karposporen berichteten wir bereits.

Monosporen.



Fig. 411. Orig. KUCKUCK. *Chantransia secundata*; Zweig mit Monosporen.

Die Monosporen sind, soweit bekannt, auf die Gruppe der Nemalionales beschränkt, und Chantransia kann uns auf Grund der Angaben BORNET's u. a. als einfachstes Beispiel dienen. Hier schwellen die Endzellen kurzer Seitenzweiglein, welche oft mehr oder weniger zahlreich beisammen stehen, zu eiförmigen bis kugeligen Gebilden an; sie füllen sich reichlich mit Plasma, speichern Reservesubstanzen und erscheinen meistens auf Grund verstärkter Chromatophorenbildung ziemlich intensiv gefärbt (Fig. 411). Die so entwickelten Zellen sind die Mutterzellen der Monosporen, letztere entstehen aus ihnen fast genau so, wie die Spermatien aus den Antheridien (s. unten), d. h. die Membran reißt (Fig. 411) auf dem Scheitel auf und der ganze Inhalt tritt als völlig nackte, kugelrunde Zelle in das umgebende Wasser. Hier umhüllen sie sich früher oder später mit Membran

und wachsen zu neuen Pflanzen aus. Die Tragzelle der Monosporen dürfte auch hier gelegentlich befähigt sein, in die leere Hülle einzuwachsen und erneut Fortpflanzungszellen zu entwickeln.

Nicht wesentlich anders verhalten sich die Monosporen von Batrachospermum, soweit es die Entwickelung im einzelnen betrifft. In dieser Gattung sind aber, wie das wiederum besonders SIRODOT geschildert hat (vgl. auch S. 649), die fraglichen Organe in der Regel auf die Jugendform, d. h. auf die chantransioiden Fäden beschränkt; sie werden bei vielen Arten an den aufrechten Langtrieben niemals gefunden. Indes gibt es Ausnahmen und SIRODOT hebt ausdrücklich hervor, daß Batrachospermum sporulans die Monosporen nur an Langtrieben produziere; er betont weiter, daß bei Batr. vagum die fraglichen Körper sowohl an der Pseudochantransia als auch an der eigentlichen Batrachospermumpflanze auftreten.

In den letztgenannten Fällen stehen die Monosporen neben den Sexualorganen. Sie kommen z. B. mit den Antheridien am gleichen Zweigbüschel vor, und nach SIRODOT werden sogar Übergänge zwischen beiden bemerkt, die nicht immer leicht zu unterscheiden sind; wohl ein Zeichen dafür, daß beiderlei Organe auf dieselbe Wurzel zurückgehen.

Für Lemanea und seine nächsten Verwandten, sowie für Nemalion usw. sind, wie schon erwähnt, ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane bislang nicht mit Sicherheit bekannt geworden. Wahrscheinlich ist danach, daß sie bei der so oft untersuchten Lemanea fehlen; dagegen ist ihre Auffindung bei Formen wie Nemalion u. a., deren Keimungsgeschichte man noch recht wenig kennt, immerhin noch möglich.

Tetrasporen.

Die Tetrasporen resp. deren Mutterzellen, die Tetrasporangien, unterscheiden sich in ihrer ersten Entstehung nicht von den Monosporangien; es handelt sich wieder um stark aufschwellende und mit reichlichem Inhalt versehene Endzellen kurzer Zweige (Fig. 412). Der Unterschied besteht in der Weiterentwickelung. Zwecks Bildung der Tetrasporen zerfällt der Inhalt der großen Zelle in vier Teile (Fig. 412), und diese letzteren sind es, welche nach Zerreißung der Muttermembran als nackte Kugelzellen austreten, um sehr bald zu keimen.

Schon lange unterscheidet man im Tetrasporangium drei etwas verschiedene Modalitäten der Teilung. Der einfachste Fall ist gegeben durch die „Sporae zonatim divisae“, d. h. die etwas keulig gestreckte Mutterzelle zerfällt durch drei sukzedan auftretende Querwände in vier über einander liegende Zellen (Fig. 412, *2*, *3*). Im zweiten Fall entstehen die „Sporae cruciatim divisae“ in annähernd kugeligen Organen wieder durch sukzedane Wände, die erste derselben ist eine Querwand, die beiden folgenden aber sind Längswände, welche nicht selten unter einander parallel stehen, aber häufig um einen Winkel von 90° divergieren (Fig. 412, *4*). Die „Sporae triangule divisae“ (Fig. 412, *1*) endlich entstehen genau wie zahlreiche Pollenkörner, Sporen von Farnen, Moosen usw. durch simultane Wandbildung nach voraufgegangener zweimaliger Kernteilung. *Entstehung.*

Wenn wir soeben von „Wänden“ bei den Teilungen des Tetrasporangiums redeten, so muß betont werden, daß es sich nicht um feste Zellulosewände handelt, sondern um Trennungs-Linien oder -Lamellen, wie sie auch bei der Teilung der Zoosporangien anderer Algen gefunden werden.

Die Modalitäten der Teilung im Tetrasporangium geben meistens kein ausreichendes Merkmal ab zur Trennung und Diagnostizierung von Gruppen,

Gattungen usw.; sie wechseln bei zweifellos nahe verwandten Formen, und SCHMITZ berichtet sogar für Seirospora, daß bei derselben Spezies starke Schwankungen keine Seltenheit seien.

Das Einwachsen der Tragzelle in das leere Tetrasporangium und erneute Bildung gleichnamiger Organe ist in den verschiedensten Gruppen ziemlich häufig; speziell für Galaxaura gibt KJELLMAN, für Rhodochorton GIBSON an, daß sich der Vorgang mehrfach wiederholen könne.

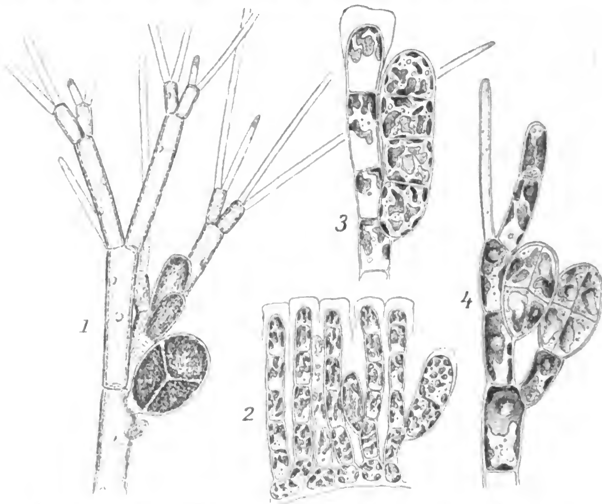


Fig. 412. Tetrasporen. *1 Callithamnion corymbosum* n. THURET. *2, 3 Cruoria stilla* n. KUCKUCK. *4 Rhodochorton minutissimum* n. REINKE's Atlas.

Die bei der Teilung der Tetrasporangien sich abspielenden inneren Vorgänge, speziell die Kernteilungsprozesse, sind neuerdings von DAVIS behandelt worden. Nach ihm werden (vgl. auch Dictyota) während der Mitose bei Corallina Centrosomen sichtbar. Die Chromosomen sollen in ungemein wechselnden Zahlen auftreten. Im übrigen scheinen Besonderheiten nicht gegeben zu sein.

Aus KUCKUCK's Mitteilungen (Mskr.) und Zeichnungen entnehme ich, daß der Fertigstellung der Tetrasporen eine Vakuolisierung vorausgeht, d. h. das Plasma wird schaumig; die Chromatophoren, welche anfänglich der Wandung der Mutterzelle anlagen, stellen sich mehr oder weniger senkrecht zu dieser. Das alles erinnert an die Vorgänge bei der Bildung der Zoosporen von Ectocarpeen. Später, vor Austritt der Tetrasporen, ordnen sich die Rhodoplasten wieder anders, sie liegen teils der Peripherie an, teils umgeben sie den Kern, analog den Erscheinungen am Fucus-Ei. Die Keimung führt dann alle Farbkörper an die Peripherie.

Die Angaben HEYDRICH's, wonach die Tetrasporangien etwas mit der Befruchtung zu tun haben, darf ich wohl mit dem Mantel der christlichen Liebe bedecken.

Die Tetrasporangien zeigen in ihrer Verteilung mancherlei Ähnlichkeit mit den später zu behandelnden Antheridien. Wo monosiphone, reich verzweigte, aber locker gestellte Sproßsysteme vorliegen, wie bei vielen Ceramiaceen (Callithamnion, Antithamnion usw.), bei Wrangelieen usw., da sind die fraglichen Behälter meistens ziemlich gleichmäßig über die sie tragenden Sprosse verteilt, teils in deren zentralen, teils in deren peripheren Regionen. Sobald aber die Fäden auch nur zu mäßig festen Geweben zusammenschließen, wie z. B. bei den Dudresnayen, dann rücken die Sporangien in die äußeren Rindenschichten, und das ist erst recht der Fall bei all den zahlreichen Formen, für welche wir eine knorpelige oder sonstwie feste Beschaffenheit der Gewebe schilderten, gleichgültig ob dieselben dem einen oder dem anderen der oben erwähnten Typen in ihrem Aufbau angehören. *Lokalisierung.*

Greifen wir als Beispiel den schon mehrfach erwähnten Polyides heraus oder die Flahaultia, so bedarf die Figur 413 kaum der Erklärung. Die Tetrasporangien liegen in oder direkt unterhalb der Außenrinde, und es besteht kein Zweifel, daß sie Endzellen kürzerer Seitenzweiglein der radiären Rindenfäden darstellen. Natürlich fördert die Lage der Sporangien das Ausschlüpfen der Tetrasporen.

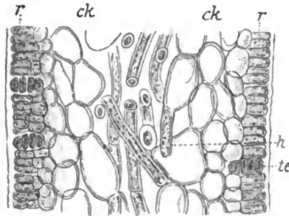


Fig. 413 n. BORNET. *Flahaultia appendiculata*; Längsschnitt des Sprosses. *te* Tetrasporangien. *r* Rinde. *ck* Zentralkörper. *h* Hyphen.

Die geschilderte Anordnung zeigt sich sowohl bei zahlreichen Vertretern der Cryptonemieenreihe als auch bei solchen der Rhizophyllideen, Sphaerococcaceen, Rhodymeniaceen usw., sodaß Beispiele anzuführen kaum möglich ist, ich verweise nur auf Fig. 414.

Aber auf einen Unterschied muß hingewiesen werden. Viele Formen tragen die Tetrasporangien über die ganze Thallusoberfläche zerstreut, während andere dieselben Organe auf bestimmte Zweige oder Zweigsysteme lokalisieren. Zur ersten Gruppe

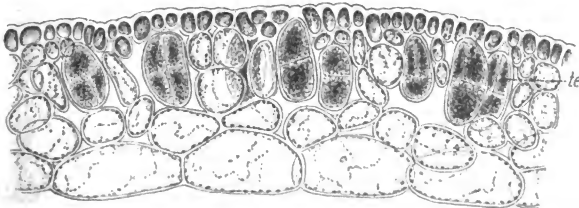


Fig. 414. *Chrysymenia uvaria*. Orig. KUCKUCK. Querschnitt durch die Wandung einer Blase mit Tetrasporangien (*te*).

gehören z. B. Solieria, Gracilaria, Cystoclonium, Rhodophyllis, Galaxaura, Dumontia u. a., also Vertreter ganz verschiedener Verwandtschaftskreise. Zur zweiten Gruppe zählen noch viel mehr Formen.

Der oben erwähnte Polyides kann vielleicht mit einigen anderen Gattungen den Übergang von der ersten zur zweiten Gruppe vermitteln. Die Tetrasporangien stehen bei ihm über einen großen Teil der letzten Auszweigungen verteilt, und diese sind sehr schwach angeschwollen, sodaß sie sich äußerlich nur wenig von gewöhnlichen Sprossen abheben.

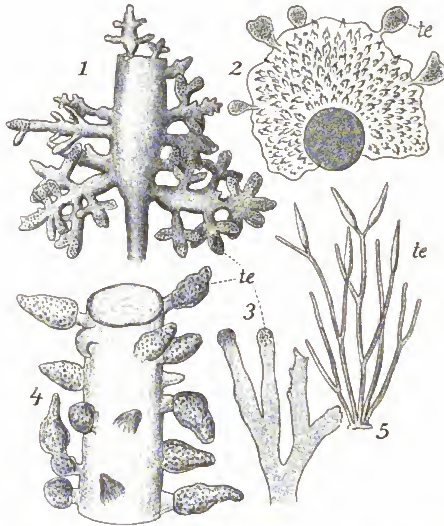


Fig. 415. Tetrasporen-Fruchtäste n. OKAMURA u. KÜTZING. *1 Gelidium japonicum. 2 Acanthopeltis japonica. 3 Rhodymenia Palmetta. 4 Hypnea aspera. 5 Gracilaria erecta.*

Etwas schärfer abgegrenzt sind diese Äste bei Gelidium und seinen Verwandten (Fig. 415). Die Spitzen der feineren Zweige schwellen etwas an, verbreitern sich auch ein wenig und produzieren dann Tetrasporen (Fig. 415, *1*). Noch deutlicher treten die Tetrasporen tragenden Zweiglein bei Acanthopeltis (Fig. 415, *2*) hervor; sie sind wie die Sexualäste Randsprossungen der Phyllocladien.

Ähnliche Dinge wiederholen sich in anderen Familien, ohne daß sie verwandtschaftliche Beziehungen dartäten. Unter Hinweis auf Fig. 415 erwähne ich nur Hypnea, Gracilaria, Rhodymenia palmetta. Die Figuren bedürfen wohl keines Kommentares, und unnötig erscheint es auch, weitere Beispiele anzuführen, die reichlich genug zu haben wären.

Eine kleine Abweichung von dem üblichen zeigt sich bei Lomentaria. Die Tetrasporen tragenden Sprosse bieten äußerlich nichts besonderes, Schnitte aber zeigen, daß die Tetrasporangien in der Wandung becherförmiger Vertiefungen liegen.

Das weist auf die Corallinaceen hin, dokumentiert freilich keine Verwandtschaft mit der eben genannten Familie, die wohl die eigenartigste Form der Tetrasporenbehälter unter allen Florideen hat. Es handelt sich (Fig. 416, *3*) um wohlentwickelte Konzeptakeln, welche auf ihrem Boden die quergeteilten Tetrasporangien in dichten, palissadenartigen Beständen tragen. *Corallinaceen.*

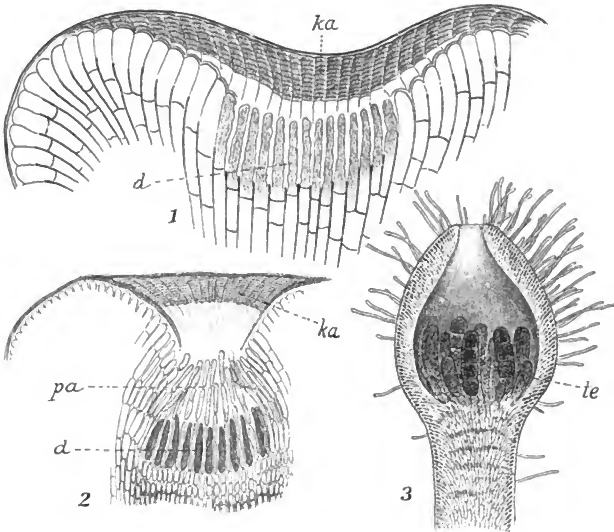


Fig. 416. *Corallina mediterranea* n. SOLMS u. THURET. *1*, *2* junge Konzeptakelanlagen auf dem Scheitel eines Sprosses. *3* reife Tetrasporenkonzeptakeln. *ka* Kalkprismen. *d* Diskusschicht. *pa* sog. Paraphysen. *te* Tetrasporangien.

Bei den buschigen Corallinaceen stehen die Konzeptakeln an der Spitze kürzerer oder längerer Äste, nicht selten aber auch an den Verzweigungsstellen derselben; bei den krustigen Formen sind sie meistens, nicht immer, (Melobesien s. unten) den Thallusscheiben eingesenkt, und das gilt auch für die Gattung Hildenbrandtia, die wir schon auf S. 562 im Zusammenhange mit den Corallinaceen erwähnten.

Die Konzeptakelbildung beginnt nach SOLMS bei Corallina u. a. mit der Verbreiterung des Sproßscheitels. Alsbald zeigt sich eine schalenartige

Einsenkung (Fig. 416, *1*); diese vertieft sich immer mehr (Fig. 416, *2*), und wenn dann die Ränder derselben sich immer weiter emporwölben, muß schließlich eine vollständige Höhlung mit Porus zustande kommen (Fig. 416, *3*).

Die auf dem Boden der Schale liegenden Zellen, der sog. Diskus (*d* Fig. 416, *2*), lösen sich seitlich von einander und scheiden auf ihrem Scheitel Kalk aus. Dieser erscheint geschichtet, er bildet über jeder Diskuszelle ein Prisma, und da diese Prismen seitlich fest verbunden sind; resultirt eine zusammenhängende Kalkmembran (Prismenschicht) (*ka* Fig. 416, *1*).

Die Kalkausscheidung der Diskuszellen dauert nur eine gewisse Zeit; wenn sie tiefer in das Konzeptakulum hinab verlegt werden, hört dieser Prozeß auf, statt dessen tritt Schleim auf, der den ganzen Hohlraum füllt. Die Kalkprismenmasse wird schließlich zerstört, und damit ist erst die Konzeptakelöffnung wegsam.

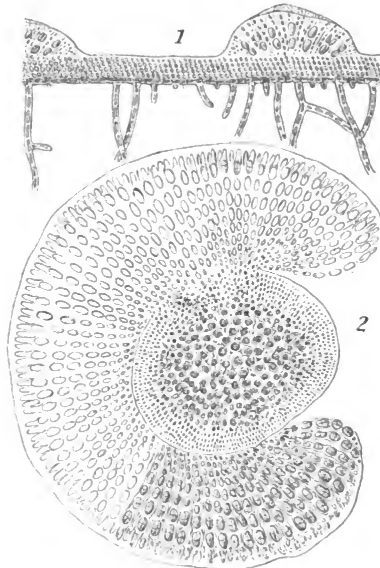


Fig. 417 n. Kützing. *1 Peyssonelia squamaria;* Thallus quer mit Tetrasporen-Nemathecien. *2 Actinococcus* mit Tetrasporen, auf einer anderen Alge schmarotzend.

Die Zellen, welche die innere Böschung der Konzeptakelwand bilden, sind zunächst verkalkt, später aber verlieren sie auf irgend eine Weise die Inkrustation und entsenden dann paraphysenähnliche Fäden, welche wenigstens zeitweilig den Innenraum auskleiden.

Die den Boden junger Konzeptakelhöhlungen auskleidende Diskusschicht differenziert sich meistens in lange paraphysenartige Fäden (*pa*) und außerdem in kürzere Stäbchen. Erstere gehen später zugrunde, letztere sind nach Solms, dem wir hier folgen, die Mutterzellen der Tetrasporen (*te*).

Des Kontrastes wegen schließe ich hier Florideen an, welche ihre Tetrasporen in Nemathecien ausbilden. So nennt man seit Alters Fadenreihen, welche in palissadenartiger, strahliger Stellung von den Zellen der Außenrinde ausgehen (Fig. 417 *1*), um Fortpflanzungsorgane zu produzieren. Wir werden männliche und weibliche Nemathecien u. a. noch bei Polyides zu erwähnen haben. *Peyssonelien.* Tetrasporen-Nemathecien treten bei Peyssonelia (Fig. 417, *1*) auf; die Tetrasporangien bilden sich in der Kontinuität der erwähnten, annähernd parallel laufenden Fäden.

Als ein großes Nemathecium kann man auch die Krusten von Petrocelis, Cruoria u. a. betrachten, die wir schon auf S. 557 (Fig. 346, *5*) schilderten. Die Tetrasporangien der Cruoria u. a. sitzen den aufrechten Fäden seitlich an (Fig. 412), diejenigen der Petrocelis dagegen entstehen durch direkte Umwandlung einer beliebigen Gliederzelle der aufrechten Fäden. Andere Krustenflorideen verhalten sich mit geringen Abweichungen ähnlich, und sogar Melobesien schließen sich hier an; denn Mel. corticiformis Ros. bildet nach SOLMS die Tetrasporen gruppenweise an Stellen des Thallus aus, die durch lokales Auswachsen der Rindenzellen verdickt sind.

Hübsche Tetrasporen-Nemathecien (Fig. 417, *2*) bildet auch die parasitische Gattung Actinococcus, von der wir weiter unten noch berichten werden. Sie schließt an Petrocelis an; fast der ganze über den Wirt (Fig. 417) hervorschauende Thallus besteht aus radiären Reihen, und diese bilden zahlreiche Zellen zu Tetrasporangien um.

Gigartinaceen. Diese Actinococcus-Nemathecien wurden häufig für die Früchte von Phyllophora u. a. gehalten. Das sind sie nicht. Es gibt aber auch echte Nemathecien in dieser Gattung, speziell bei Phyllophora membranifolia und deren nächsten Verwandten kamen sie zur Beobachtung; sie stellen Krusten oder Polster dar, die sich in nichts Wesentlichem von den Nemathecien der Petrocelis, der Actinococcen usw. unterscheiden.

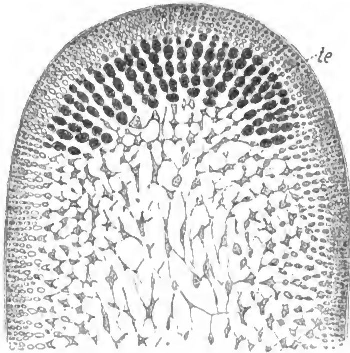


Fig. 418. *Gigartina Teedii.* Orig. Präp. GRUBER. Querschnitt eines Tetrasporen bildenden Sprosses. *te* Tetrasporangien.

Andere Gigartinaceen wie Gigartina, Chondrus usw. weichen von diesem Modus ein wenig ab. Ohne sich wesentlich nach auswärts zu strecken, bilden die normalen radiären Rindenfäden sukzessive Sporangienreihen aus (Fig. 418). Nur die äußersten Rindenzellen bleiben von diesem Vorgang ausgeschlossen und bedecken in einigen Lagen die radiären Reihen der Sporangien. Die Sporen können wohl nur durch Aufreißen der sterilen Rindenschichten frei werden. Man kann diese Gebilde wohl als innere Nemathecien auffassen.

Ceramiaceen. An die auf Seite 653 erwähnten gewöhnlichen Callithamnien usw. schließen nun auch die Antithamnion-, Plumaria- und Ptilota-Arten bezüglich ihrer Tetrasporenbildung an. Entsprechend der sehr regelmäßigen Verzweigung dieser Formen haben auch die Tetrasporangien eine relativ konstante Stellung. Bei Antithamnion (Pterothamnion) plumula stehen sie auf derjenigen Seite der Kurztriebe, welche der Mutterachse zugekehrt ist (Fig. 419, *3*), und zwar entweder isoliert oder zu mehreren an kurzen Zweiglein vereinigt.

Plumaria Harveyi Schm. vermag nach Cramer alle Kurztriebe, mögen dieselben primären oder sekundären Ästen entsprechen (S. 583), zu Tetrasporangienständen umzubilden (Fig. 419, *4*). Die Tetrasporen entwickeln sich in den End- oder Scheitelzellen der verschiedenwertigen Sprößchen, welche den Kurztrieb aufbauen.

Im Prinzip nicht anders steht es mit den Tetrasporangienständen der blattartig ausgebildeten Formen wie Ptilota plumosa Ag. (Fig. 419, *1*) u. a. Auch hier sind jene Gebilde Kurztriebe resp. Kurztriebsysteme (bei Pt. serrata auch Langtriebe), deren sämtliche Scheitelzellen zu Tetrasporenbehältern umgewandelt sind.



Fig. 419. Tetrasporangien tragende Sprosse. *1 Ptilota plumosa* n. Kützing. *2 Ptilota serrata* n. Okamura. *3 Antithamnion plumula* n. Nägeli. *4 Plumaria Harveyi* n. Cramer. *5 Ceramium* n. Kützing. *6 Spyridia* n. Kützing.

Die Sporangienstände der erwähnten Arten, sowie auch diejenigen von Pt. dentata Okam. usw. erscheinen keulig oder kätzchenförmig (Fig. 419, *2*), sie sind also nicht mehr bilateral, sondern, wenigstens äußerlich, radiär gebaut. Nach Cramer hat das seinen Grund in dem Auftreten zahlreicher Adventivsprößchen, welche aus den Berindungszellen hervorgehen.

Unter den übrigen Ceramiaceen mag zunächst Griffithia erwähnt sein. Die Tetrasporen dieser Gattung entstehen an Wirtelästen, welche den vegetativen entsprechen, die Fig. 366, Seite 587 wiedergibt. Die Tetrasporangienstände sind häufig ziemlich kompliziert aufgebaut.

Die Ceramien produzieren ihre Tetrasporen an den gestauchten Wirtelästchen, welche bald als Binden, bald als zusammenhängender Überzug die

große axile Zellreihe bedecken (Fig. 419, 5). An den sehr dünnfädigen Ceramieen-Arten und auch an den dünnen Ästen der Spyridien (Fig. 419, 6) pflegen die Tetrasporangien weit über die kleinzelligen Gürtel hervorzutreten; bei den derberen Ceramien aber ist das nicht immer der Fall, bei ihnen sind die Tetrasporenbehälter durch die kleinen Rindenzellen ganz oder teilweise überdeckt. Auch in anderer Richtung sind die Arten verschieden; bei manchen bildet jeder Gürtel ringsum Tetrasporen, bei anderen treten letztere einseitig auf usw. Das alles dürfte abhängig sein von dem speziellen Ort der Entstehung der Tetrasporangien, der nach Cramer keineswegs bei allen Arten gleich ist. Bald sind es primäre, bald sekundäre usw. Rindenzellen, welche die Tetrasporen hervorgehen lassen. Ceramium rubrum z. B. entwickelt die letzte der primären Rindenzellen nach Cramer zum Tetrasporangium, und die dorntragenden Arten lassen Beziehungen zwischen Dornen und Tetrasporangien erkennen.

Im Anschluß an die Ceramiaceen mag auf Darbishire's Spencerella hingewiesen sein, obgleich ihre Stellung im System ganz unklar ist. Die wie Antithamnion cruciatum oder wie Wrangelia wirtelig verzweigten Sprosse bilden an ihren Spitzen Hohlkugeln, in deren Innern die Tetrasporen entwickelt werden. Sie treten durch eine seitliche Öffnung in der Sporenfrucht aus. Die Entwickelung der Sporenfrüchte ist unbekannt; möglicherweise verdankt sie ihre Entstehung einfach der Vereinigung von Wirtelästen.

Die Tetrasporangienstände der Delesseriaceen erinnern in manchen *Delesseriaceen.* Fällen an diejenigen der Gelidiaceen (S. 654, Fig. 415, *1*). Bei Caloglossa z. B. (Fig. 420, *1*) bilden sich die Tetrasporangien in der Laubfläche nahe dem Scheitel; sie erscheinen in Mehrzahl und bilden zusammen unregelmäßig umgrenzte Flecke, die man event. als Sori bezeichnen kann. An den älteren Teilen sind nach Cramer die entleerten Sori (Fig. 420, *1*) noch kenntlich. Ganz ähnlich liegt die Sache bei Hemineura (Fig. 420, *2*) und auch bei Delesseria sinuosa; hier handelt es sich um flache Aussprossungen des Thallusrandes, die mit Sporangien dicht bedeckt sind.

Hieran schließen sich Taenioma (Fig. 420, *7*, *8*) (s. Bornet, Falkenberg) und Sarcomenia (Weber van Bosse), bei welchen die Tetrasporangien zweireihig in den Enden von Sprossen liegen. Letztere sind bei Taenioma wenig, bei Sarcomenia stärker modifiziert.

Delesseria Hypoglossum erinnert insofern an Caloglossa, als auch bei ihr Tetrasporen in den Sproßenden entstehen, wie Phillips neuerdings schildert; häufiger und zahlreicher aber zeigen sie sich auf relativ kleinen rippenbürtigen Adventivästen.

Dieser Entstehungsmodus der Tetrasporen ist der allein vorhandene bei Delesseria sanguinea (Hydrolapathum). Nach Zerstörung der eigentlichen Laubfläche brechen aus den persistierenden, jetzt stielartig gerundeten Mittelrippen zahlreiche Kurztriebe hervor (Fig. 420, *3*), welche ganz mit Tetrasporangien besetzt sind.

Im einzelnen scheint die Ausgestaltung der Tetrasporen tragenden Delesseria-Sprosse ein wenig nach Standort und Klima zu differieren; darauf lassen die Angaben von Kützing, Phillips, Kuckuck u. a. schließen, die in Kleinigkeiten von einander abweichen.

Die Nitophyllen produzieren ihre Tetrasporen auf der Fläche des Laubes in meist kreisrunden Flecken (Fig. 420, *5*), die besonders bei Nitophyllum punctatum allbekannt sind.

Die Prozesse der Tetrasporenbildung sind wohl am einfachsten bei Taeniophyllum zu übersehen. Die beiden langgestreckten Zellen, welche

unmittelbar neben der Mittelrippe liegen, werden durch eine Querwand in eine größere apikale (*sp*) und eine kleinere basalwärts gekehrte Zelle

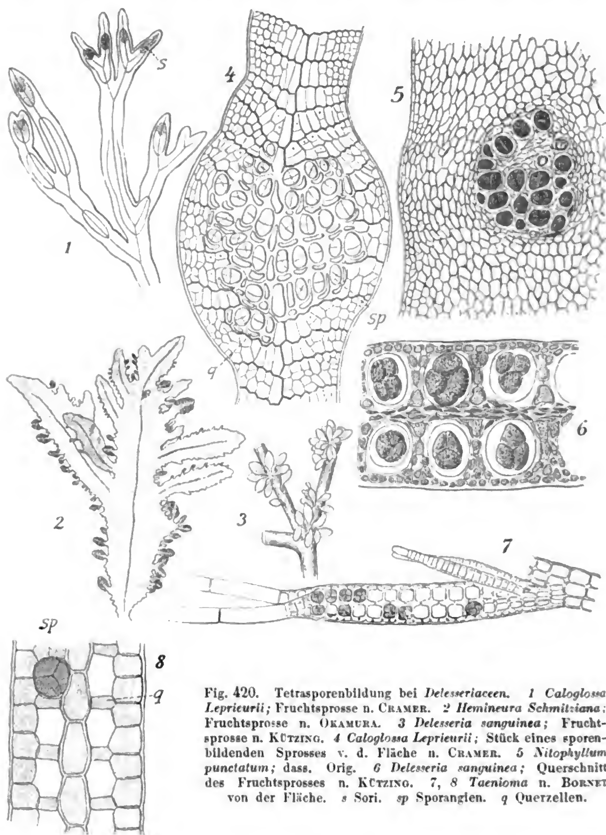


Fig. 420. Tetrasporenbildung bei *Delesseriaceen.* 1 *Caloglossa Leprieurii;* Fruchtsprosse n. CRAMER. 2 *Hemineura Schmitziana;* Fruchtsprosse n. OKAMURA. 3 *Delesseria sanguinea;* Fruchtsprosse n. KÜTZING. 4 *Caloglossa Leprieurii;* Stück eines sporenbildenden Sprosses v. d. Fläche n. CRAMER. 5 *Nitophyllum punctatum;* dass. Orig. 6 *Delesseria sanguinea;* Querschnitt des Fruchtsprosses n. KÜTZING. 7, 8 *Taenioma* n. BORNET von der Fläche. *s* Sori. *sp* Sporangien. *q* Querzellen.

(nennen wir sie Querzelle) zerlegt (*q* Fig. 420, 8). Erstere ist das Tetrasporangium, das nun vier Sporen bildet. Diese schlüpfen durch einen Riß in der Wand aus und es bleibt nun ein Netzwerk übrig, gebildet aus

der Mittelrippe, den Randzellen und den sie verbindenden flachen Querzellen (Fig. 420, *8*). Sarcomenia schließt sich mit einer kleinen von WEBER VAN BOSSE beschriebenen Modifikation an, und prinzipiell verschieden sind auch die Vorgänge bei Caloglossa nach CRAMER nicht. Die neben der Mittelrippe liegenden Flügelzellen erfahren nicht die üblichen Teilungen durch schräge Wände wie bei rein vegetativen Sproßabschnitten; sie bleiben vielmehr relativ lang und zerfallen dann auch durch Wände, welche zur Längsrichtung des Thallus senkrecht stehen, in eine Sporangienmutterzelle (*sp*) und eine Querzelle (*q* Fig. 420, *4*). Der Rand des Thallus wird zur Tetrasporenbildung nicht mit verbraucht, der Unterschied von Taenioma aber besteht darin, daß sich Tetrasporangienreihen zu beiden Seiten der Mittelrippe bilden.

Die Querzellen werden nach CRAMER durch zwei zur Thallusfläche parallele Wände in drei über einander liegende Zellen zerlegt. Die mittlere (innere) von ihnen bleibt unverändert. Die beiden den Flächen zugekehrten Zellen aber entsenden in der Richtung gegen die Thallusspitze Fortsätze (Fig. 420, *4*), welche mit der nächstoberen Querzelle in Verbindung treten (durch sek. Tüpfel?). So entsteht ein dichtes Maschenwerk steriler Zellen. Das ist nach CRAMER von Bedeutung, weil sonst wohl die bekanntlich einschichtigen Thallusflügel nach dem Austritt der Tetrasporen zerfallen würden.

Bezüglich der übrigen Delesseriaceen sind mir so eingehende Angaben über die Tetrasporenbildung nicht bekannt. Nur so viel geht aus den Abbildungen bei KÜTZING usw. hervor, daß bei Delesseria sanguinea u. a. (Fig. 420, *6*) der Fortpflanzungssproß mehrschichtig ist und zwei Lagen von Tetrasporen erzeugt. Auch Nitophyllum, ursprünglich einschichtig, bildet nach NÄGELI dort, wo die Tetrasporen entstehen sollen, mehrere Zelllagen aus, in deren Mitte sogar ein axiler Faden erkennbar wird. In dem so gebildeten Polster liegen die Tetrasporangien wieder zweischichtig.

Die bei Sarcomenia, Delesseria u. a. vorhandenen Zweiglein muß man wohl schon als Stichidien bezeichnen, d. h. als Sprosse, welche für die Bildung von Tetrasporen spezifisch entwickelt sind.

Solche Stichidien treten nun fast noch auffallender bei Plocamium auf (Fig. 421), das man ohnehin seinem anatomischen Bau nach bequem an die Delesserien anschließen kann

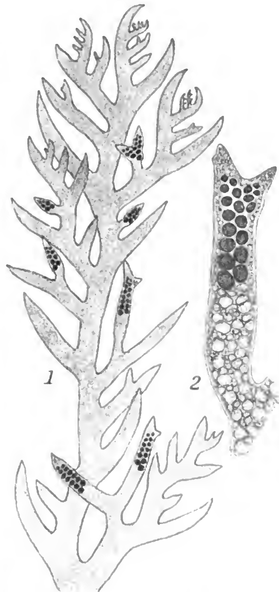


Fig. 421. Orig. *Plocamium coccineum.* *1* Sproßsystem mit Stichidien. *2* einzelnes Stichidium.

Plocamium.

(vgl. S. 597). Einzelne oder zahlreiche der einseitig angeordneten letzten Verzweigungen werden (verästelt oder unverästelt) nach NÄGELI zu den oben genannten Organen umgewandelt. In jedem einzelnen abgeflachten Stichidium liegen die Tetrasporen in zwei Längsreihen neben der Zentralachse, fast wie bei Taenioma (Fig. 421, *2*).

Rhodomelaceen. Unserer Besprechung der Tetrasporangienbildung bei den Rhodomelaceen legen wir wieder FALKENBERG's Beobachtungen und Angaben zugrunde, wenn auch schon von den älteren Autoren gerade über diesen Punkt mancherlei berichtet worden ist.

Die Tetrasporen unserer Gruppe, die wohl immer tetraedrisch geordnet sind, entstehen n u r in polysiphonen Sproßabschnitten. Solche sind ja bei den meisten Formen direkt gegeben, bei Dasyeen, Lophothalieen usw. aber werden monosiphone Äste zum Zwecke der Sporenbildung polysiphon.

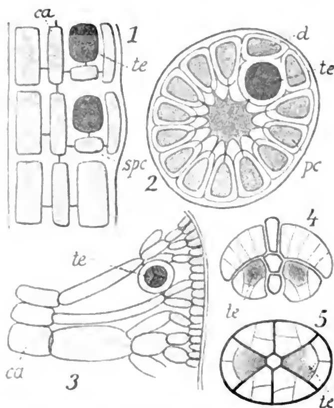


Fig. 422 n. FALKENBERG. Tetrasporenbildung. *1*, *2* Längs- und Querschnitt durch ein sporenbildendes Sproßstück einer *Polysiphonia*. *3* Längsschnitt durch ein Sproßstück von *Chondria*. *4* Querschnitt durch ein Sprößchen von *Amansia glomerata*. *5* Querschnitt des Sprosses von *Odonthalia*. *te* Tetrasporangien. *ca* zentrale Achse. *pc* Perizentralen. *spc* sekundäre Perizentrale (Tragzelle). *d* Deckzellen.

Ein Sporangium geht niemals aus der axilen Zelle hervor, sondern stets aus einer Perizentrale. In dieser scheidet eine perikline Wand eine äußere von einer inneren Zelle (sekundäre Perizentrale). Die äußere wird durch antikline Teilung in zwei Deckzellen (*d* Fig. 422, *2*) zerlegt, die innere zerfällt durch eine Querwand in eine obere größere (Sporangium) und eine untere kleinere (Tragzelle) (Fig. 422, *1*). Die Entwickelung hat große Ähnlichkeit mit der Prokarpbildung in der gleichen Gruppe.

Die später aus der Mutterzelle gebildeten Tetrasporen treten zwischen den aus einander gedrängten Deckzellen hervor.

Der eben geschilderte Modus der Tetrasporangienbildung kehrt der Hauptsache nach in allen Gattungen der Rhodomeleen wieder, auch wenn ihre Sprosse im einzelnen ganz abweichend gebaut sind. Selbst Odonthalia, Cliftonaea, Amansia, Vidalia u. a. entwickeln sekundäre Perizentralen zu Tetrasporangien, wie aus Fig. 422 ohne weiteres ersichtlich ist, und sogar Chondria läßt den gleichen Bildungsmodus erkennen (Fig. 422, *3*), obwohl hier im erwachsenen Zustande die Zellen isoliert sind und die Tragzelle erheblich gestreckt wird.

Die Formen, welche eine Berindung herbeiführen, sowie diejenigen, welche in den Perizentralen eine Etagenteilung eintreten lassen (Rhodomela, Bostrychia usw.) zeigen noch einige kleine Besonderheiten, doch sei

dieserhalb auf FALKENBERG verwiesen und nur betont, daß in solchen Fällen die Deckzellen meist auch in Etagen zerlegt werden (Fig. 423, 7).

Ist nun auch die Entstehung der Tetrasporangien in den Geweben der Rhodomelaceen eine relativ einheitliche, so ist doch ihre Stellung an den Sprossen mancherlei Variationen unterworfen.

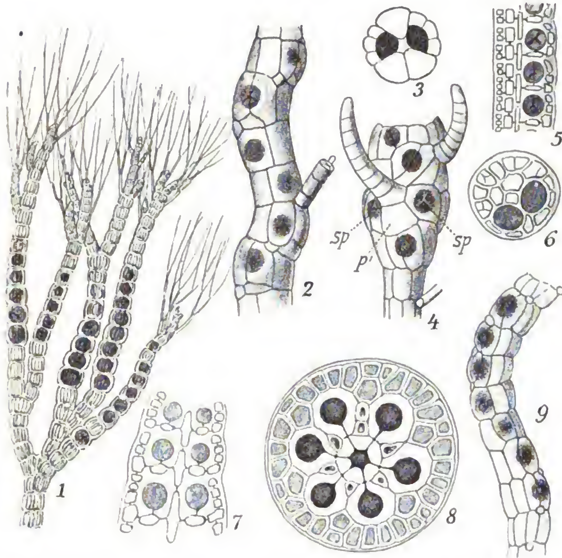


Fig. 423. Tetrasporangien u. Stichidien n. FALKENBERG u. BORNET. *1 Polysiphonia paradoxa*; Zweig mit Tetrasporangien. *2 Polys. elongata.* *3, 4 Lophothalia verticillata.* *5, 6 Bostrychia Montagnei.* *7 Bostrychia Hookeri.* *8 Bostrychia calliptera.* *9 Lophosiphonia cristata.*

Am einfachsten verhalten sich wieder die normalen Polysiphonien; bei ihnen liefert jedes Segment der fertilen Äste ein Tetrasporangium, und zwar geht dasselbe aus der ältesten Perizentrale (vgl. S. 601) hervor. Diese liegen dort, wo keine Seitenorgane gebildet werden, annähernd über einander, und so resultieren in solchen Fällen auch Sporangienreihen, welche den Zweigen etwa das in Fig. 423, *1* wiedergegebene Aussehen verleihen. Wo aber Seitenorgane auftreten, mögen diese als Lang- oder Kurztriebe verschiedener Art entwickelt sein, steht bekanntlich bei Polysiphonia die erste Perizentrale seitlich neben diesen. Sind demnach die Seitenorgane spiralig geordnet, dann trifft das nämliche für die aus den ältesten Perizentralen hervorgehenden Tetrasporangien zu (Fig. 423, *2*).

Bei anderen Gattungen und Gruppen sind es andere, aber auch bestimmte Perizentralzellen, welche als Ursprungsstätte der Sporen dienen, z. B. bei Lophothalia entwickeln sich immer zwei Tetrasporangien in einem Segment (Fig. 423, *3*). Wo Zweige gebildet werden, bleibt die unmittelbar unter diesen stehende Perizentralzelle (*p'* Fig. 423, *4*) steril, statt dessen werden die beiden seitlich neben ihr liegenden (*sp*) fertil.

Rhodomela u. a. verhalten sich mutatis mutandis ähnlich.

Da die Seitenglieder der genannten Gattungen $^1/_4$-Stellung haben, erscheinen die Tetrasporangienpaare fast mit einander gekreuzt.

Die paarige Entwickelung von Sporangien kommt auch sonst vor, ich erwähne nur Amansia (Fig. 422, *4*), welche aus den beiden seitwärts gelegenen Segmenten der Bauchseite die Tetrasporangien entwickelt.

Unregelmäßig vermehrt erscheinen die Tetrasporangien in den Segmenten von Chondria und Verwandten, und schließlich bei Dasyen, Bostrychien usw. finden wir, daß alle Perizentralen eines Segmentes fertil werden (Fig. 423, *8*). Die Erscheinung geht aber nicht gleichmäßig durch die ganzen genannten Gruppen; so finden wir z. B. einzelne Bostrychia-Arten, auch Dasyen usw., bei welchen nur zwei Perizentralen eines jeden Segmentes (Fig. 423, *5* u. *6*) Sporangien bilden.

Natürlich ist nicht ohne weiteres zu übersehen, ob Formen mit einem oder mit zahlreichen Tetrasporangien im Segment den ursprünglichen Typus darstellen. Immerhin dürfte FALKENBERG Recht haben, wenn er wenigstens für Bostrychien usw. annimmt, daß die höhere Tetrasporangienzahl die ursprüngliche ist.

Durch die Tetrasporenbildung wird bei den Polysiphonien und zahlreichen anderen Formen der Wuchs der fertilen Äste gegen die sterilen nicht wesentlich verändert; sie erscheinen, wie auch in Fig. 423, *1* erkennbar, nach wie vor als Langtriebe.

In anderen Fällen aber nehmen die Tetrasporen tragenden Zweige den Charakter von Kurztrieben an, die dann nicht selten mehr oder weniger abweichenden Habitus erhalten. Das gilt z. B. von Chondria, Acanthophora (Fig. 424, *4*), besonders aber von Bostrychia, Dasya (Fig. 424, *2*), bezüglich deren wir schon oben erwähnten, daß häufig monosiphone Kurztriebe zwecks Tetrasporenbildung auf kürzere oder längere Strecken polysiphon werden. Das sind wieder typische Stichidien, die nun auch bei anderen Rhodomeleengruppen in wechselnden Formen auftauchen können: sie alle zu besprechen ist unmöglich. Wenn dann zwischen den typischen Stichidien und normalen Sprossen alle Übergänge gefunden werden, so ist das nicht überraschend.

Die dorsiventralen Rhodomelaceen, wie Herposiphonia, Placophora, Pollexfenia usw. wurden in diesem Kapitel bislang nicht erwähnt; und weil manches, was an den Tetrasporen tragenden Ästen solcher Gattungen bemerkenswert ist, in augenfälligerer Form an den Sexualsprossen wiederkehrt, fassen wir uns hier kurz.

Die Tetrasporen bildenden Zweiglein erhalten bei Herposiphonia, Pollexfenia, Placophora u. a. den Habitus der gewöhnlichen Polysiphonia-Sprosse, d. h. sie sind radiär und bilden Tetrasporangien nach den oben für solche Formen gegebenen Regeln.

Das ist aus Fig. 424, *6* für eine Herposiphonia sofort ersichtlich, und mehrfach beschrieben ist, daß bei Placophora Sprößchen vom Wuchs der üblichen Stichidien aus dem Rande des krustigen Thallus hervorbrechen. In ähnlicher Weise wird der wachsende Thallussaum von Pollex-

fenia cristata in normale Stichidien aufgelöst; Pollexfenia pedicellata u. a. entwickeln kurze Sporensprosse aus der Thallusfläche an den Stellen, die gewöhnlich Haartriebe produzieren.

Dorsiventral dagegen bleiben die Sporen produzierenden Sprosse der Amansieen, wie schon aus dem Seite 664 Gesagten hervorgeht. Es sind das bei Amansia, Vidalia usw. schmale Flankensprosse, die sich besonders bei letzterer Gattung zu reich verzweigten Stichidien entwickeln können (Fig. 424, *3*), doch werden z. B. bei Am. Kützingioides Harv. auch daneben Adventivsprosse auf der Thallusfläche zu gleichem Zwecke verwendet.

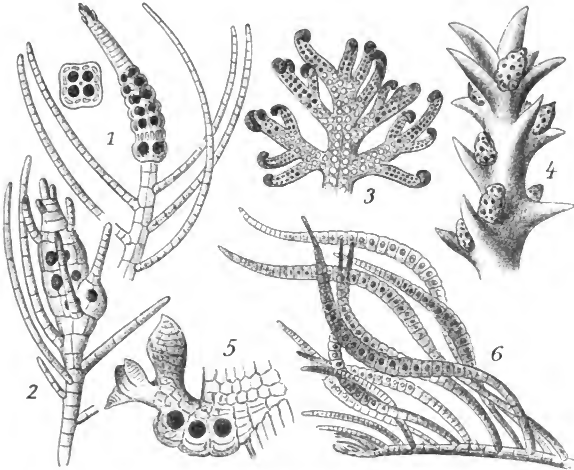


Fig. 424. Stichidien n. FALKENBERG. *1 Murrayella periclados.* *2 Doxodasya bulbochaete.* *3 Vidalia volubilis.* *4 Acanthophora Delislei.* *5 Leveillea jungermannioides.* *6 Herposiphonia tenella.*

Auch die relativ kurzen Seitentriebe der Cliftonaea behalten trotz Sporenbildung die Form der normalen Sprosse dieser Gattung bei, ebenso ist es bei Leveillea (Fig. 424, *5*). Hier tragen die mit Phyllocladien besetzten jungen Seitensprosse nur an ihrer Basis Tetrasporangien, die sich ungemein weit nach außen vorwölben. Nach Entleerung derselben dürfte die Sproßspitze zu weiterer Entwickelung fähig sein.

Die erwähnten Beispiele mögen genügen. Sie werden annähernd ein Bild von dem wechselnden Verhalten der Tetrasporangien und ihrer Tragsprosse in den verschiedenen Gruppen der Florideen geben. Alle Einzelheiten sollten natürlich nicht erwähnt werden.

Brutzellen und Brutknospen.

Neben den Tetrasporen kommen in der Familie der Ceramiaceen noch andere Organe für die ungeschlechtliche Vermehrung vor, die wenigstens kurzer Erwähnung bedürfen.

Bei Monospora liegen die Dinge wohl am einfachsten und klarsten.

BORNET beschreibt große eiförmige, stark mit Reservestoffen usw. gefüllte Zellen (Fig. 425, *1*), welche von einer kleinen inhaltsarmen Zelle getragen werden. Wie die Tetrasporen sitzen diese Gebilde den letzten vegetativen Auszweigungen des Thallus in größerer Zahl an. Sie kommen gelegentlich mit diesen zusammen auf dem gleichen Individuum vor, werden aber auch allein und unvermengt mit anderen Fortpflanzungsorganen angetroffen. Die großen Zellen, welche wir wohl am besten als einzellige Brutknospen betrachten (SCHMITZ nennt sie Parasporen), trennen sich mitsamt ihrer ziemlich derben Membran von der Stielzelle und können sowohl am morphologischen Ober- als auch am Unterende zu Fäden auswachsen, wobei mindestens die äußeren Schichten der Membran durchbrochen werden.

Ziemlich klar ist, daß die beschriebenen Brutknospen biologisch an Stelle der Tetrasporen treten können, ob man sie aber als Tetrasporangien auffassen darf, in welchen die Teilung unterblieb, scheint mir fraglich. Da die Tetrasporangien unserer Gattung meist völlig ungestielt sind, muß wohl diese Auffassung zunächst in den Hintergrund treten. Es gibt ja auch Algen genug, bei welchen beliebige Thalluszellen unter Anfüllung mit Reservesubstanz der Fortpflanzung dienstbar gemacht werden.

Das ist tatsächlich der Fall bei der Gattung Seirospora. Wir werden später als charakteristisches Merkmal derselben die ziemlich ausgiebige gabelige Verzweigung des Sporophyten und die Reihenanordnung der Karposporen zu erwähnen haben.

Mit diesen sind bisweilen andere äußerlich ähnliche Organe verwechselt worden, welche NÄGELI schon als Seirogonidien unterschied, welche dann später besonders BORNET und nach ihm SCHMITZ scharf von den Karposporen trennten.

Die „Seirogonidien", früher auch Seirosporen, jetzt von SCHMITZ Parasporen genannt, treten in rosenkranzförmigen, oft gabelig verästelten Reihen an den Zweigenden auf (Fig. 425, *2*). Sie entstehen dadurch, daß die Gliederzellen jüngerer Äste, oft mit Ausnahme der Terminalzelle, stark anschwellen, sich mit reichem Inhalt füllen und mit derber Membran umgeben. Die einzelnen Zellen werden, wie z. B. NÄGELI angibt, durch Zerbrechen der Äste isoliert und keimen wohl ebenso wie die ähnlichen Organe der Monospora. Der Inhalt schlüpft, das sei noch betont, nicht aus der Membran aus. Seirogonidien und Tetrasporen wurden auch bei Seirospora an den nämlichen Individuen beobachtet.

Hieran schließt sich vielleicht auch der von JANCZEWSKI erwähnte Fall der Griffithia corallina Ag. Die großen Schlauchzellen jüngerer Zweige können sich isolieren, sie bilden oft noch im Zusammenhang mit der Mutterpflanze Rhizoiden und wachsen später zu neuen Pflanzen aus.

Polysporen nennt NÄGELI Fortpflanzungsorgane, welche in erster Linie bei Pleonosporium beobachtet werden. Ziemlich große Zellen, welche den jüngeren Thalluszweigen seitlich genau wie Tetrasporangien ansitzen, teilen ihren Inhalt vielfach, die Teilprodukte ordnen sich strahlig und treten, soweit ich sehe, später als nackte Zellen aus, um zu keimen. Man darf diese Körper wohl als Homologa von Tetrasporen betrachten, um so mehr, als hier solche nicht beobachtet sind.

Hierher gehören auch die „Parasporen“-Früchte, wie sie SCHMITZ nennt, welche PRINGSHEIM für Ptilota elegans abbildet (Fig. 425, *3*). Dieselben stehen an Stelle von Tetrasporangien und sind wohl nur Modifikationen derselben. SCHMITZ sah ähnliches bei Antithamnion plumula.

Für Ceramien haben KÜTZING, CRAMER u. a. Sporenhaufen abgebildet und beschrieben, welche wie die Tetrasporangien aus den Rindengürteln hervorgehen (Fig. 425, *4*). Sie bedürfen wohl noch wie manche der hier erwähnten Dinge erneuter Untersuchung.

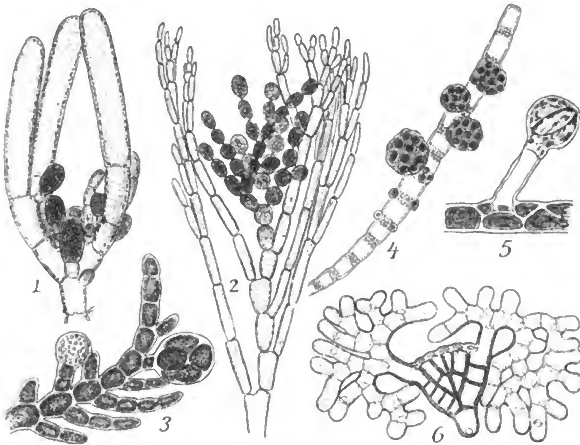


Fig. 425. *1 Monospora;* Zweigstück mit Brutzellen n. BORNET. *2 Seirospora;* Zweigstück, Orig. *3 Ptilota elegans* mit „Polysporen“ n. PRINGSHEIM. *4 „Gongroceras“ Agardhianum* n. KÜTZING mit Polysporen. *5 Melobesia callithamnioides;* Bildung der Brutknospe auf dem Stiel. *6* dies.; Keimung derselben n. Graf SOLMS.

Mehrzellige Brutknospen, die etwa denjenigen der Sphacelariaceen an die Seite gestellt werden könnten, sind durch den Grafen SOLMS für Melobesia callithamnioides Falkenberg beschrieben. Die Alge wächst epiphytisch, wie S. 561 geschildert wurde.

Zwecks Bildung der Brutknospen erhebt sich ein Faden (Fig. 425, *5*) über das Substrat und schwillt kopfig an. Durch wiederholte Teilung entsteht aus dem Kopf eine etwa dreieckige Zellfläche mit fächeriger Anordnung der Zellen. Das ist die Brutknospe; sie fällt vom Stiel, welcher wahrscheinlich ein neues Organ gleicher Art bilden kann, ab und wächst an ihrem breiten Ende zu einem neuen epiphytischen Thallus aus (Fig. 425, *6*).

Einen analogen Fall beschreibt OKAMURA für Chondria crassicaulis. Hier schwellen einzelne Ästchen stark auf, füllen sich mit Reservesubstanz, fallen ab und keimen unter günstigen Bedingungen zu neuen Pflanzen aus.

Die Sache erinnert an Lilium bulbiferum, mehr wohl noch an Cereus.

Das sind die einzigen (mir bekannten) Fälle einer richtigen Brutknospenbildung bei Florideen, andere vegetative Vermehrungsweisen sind nur noch gegeben in der Fähigkeit gewaltsam abgerissener Sprosse, isoliert, gleichsam als Stecklinge, weiter zu wachsen. Davon soll an anderer Stelle geredet werden.

III. Die Sexualorgane.

1. Antheridien und Antheridienstände.

Die männlichen Organe der Florideen, die Spermatien, sind, wie wir schon oben kurz erwähnten, nicht mit irgend welchen Bewegungsorganen begabt; sie können nur passiv im Wasser treiben. Die Spermatien sind meistens annähernd kugelig und völlig farblos, von Chromatophoren sind Reste nur bei Batrachospermum durch OSTERHOUT gefunden worden.

Das Plasma ist feinkörnig, es führt einen recht großen Zellkern, in welchem GUIGNARD bei zahlreichen Formen den Nucleolus vermißte, während OSTERHOUT ihn bei Batrachospermum fand.

Die Spermatien im freien Zustande werden ziemlich allgemein als nackte Körper bezeichnet, und besonders SCHMITZ hat bis zuletzt diese Auffassung vertreten; mit ihr steht auch die Angabe SETCHELL's im Einklang, daß die Spermatien der Tuomeya und wohl auch diejenigen einiger anderer Gattungen zu schwach amöboiden Bewegungen befähigt seien. Demgegenüber haben besonders GUIGNARD und FALKENBERG betont, daß zum mindesten den Spermatien zahlreicher Genera ständig eine dünne Membran zukomme, die freilich keine Zellulosereaktion zeigt.

Die Mutterzellen der Spermatien sind ebenso farblos wie diese selbst, ihr ganzer Inhalt bildet sich zu einem einzigen Spermatium um und dieses tritt am oberen Ende meist unter deckelartigem Aufreißen der Membran (Fig. 426, *3—5*) aus der Mutterzelle hervor. In die leere Hülle kann ähnlich wie bei den Sporangien der Ectocarpeen die Stielzelle einwachsen und ein neues Spermatium bilden.

Haben GUIGNARD und FALKENBERG recht, so muß man sich mit letzterem vorstellen, daß das Spermatium von der innersten Membranlamelle seiner Mutterzelle umhüllt bleibt, und die Dinge liegen dann ähnlich wie bei den Antheridien und Oogonien von Fucus, deren Wand dreischichtig ist. Die äußerste Membranschicht bleibt am Stiel zurück, die mittlere verquillt, die innere wird mit dem Spermatium ausgestoßen. Die Sache ist plausibel, bedarf aber wohl erneuter Prüfung.

Wie bekannt, sind alle Autoren darüber einig, daß die Spermatien eine deutliche Membran zeigen resp. bilden, wenn sie mit der Trichogyne in Berührung gekommen sind. Ob diese Membran-Bildung resp. -Verstärkung vom Kontakt mit dem weiblichen Organ abhängt, ist fraglich, denn SCHMIDLE fand ältere Spermatien von Batrachospermum völlig frei liegend, trotzdem hatten sie eine deutlich sichtbare Wand entwickelt.

Über die Stellung der Spermatiummutterzellen gibt am besten Batrachospermum (Fig. 426, *2*) Auskunft. Es handelt sich mit wenigen, später zu diskutierenden Ausnahmen stets um umgewandelte Terminalzellen von

Ästchen. Das gilt auch dort, wo (vgl. Batrachospermum) die Spermatiummutterzellen scheinbar seitlich stehen. Von den Seitensprößchen ist eben nur die Terminalzelle vorhanden.

Die Spermatiummutterzellen befinden sich, wie ersichtlich, bei Batrachospermum nur in geringer Zahl beisammen, bei Nemalion, Helminthora und vielen anderen aber (Fig. 426, *1*) sind sie auf die Zweigenden konzentriert und bilden hier in einem ziemlich kompliziert verzweigten System gestauchter Sprößchen die Endzellen.

Diese Komplexe werden vielfach als Antheridium bezeichnet, und SCHMITZ definiert dieses mit manchen anderen Autoren als „größere oder kleinere Gruppen von Spermatiummutterzellen nebst deren Tragzellen, soweit sich diese Gruppen selbständig am Thallus der Mutterpflanze abheben". Das ist wenigstens klar, und im Zusammenhang mit dieser Anschauung nennt SCHMITZ die Mutterzelle des Spermatiums Spermatangium.

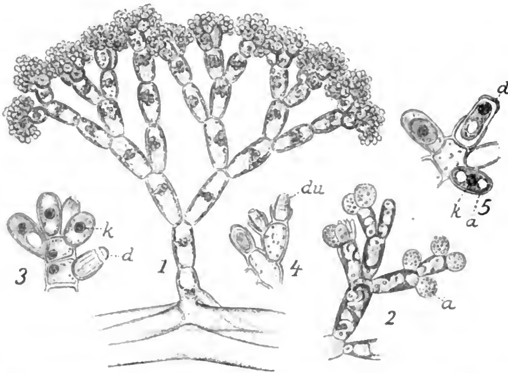


Fig. 426. Antheridienstände n. THURET, SIRODOT u. GUIGNARD. *1 Helminthora divaricata. 2 Batrachospermum. 3 Callithamnion roseum. 4 Griffithia corallina. 5 Callithamnion roseum.* *a* Antheridium. *k* Kern desselben. *d* Deckel. *du* Durchwachsung.

Der Name Antheridium für die fraglichen Organe geht nach BORNET-THURET auf C. AGARDH (1828) zurück und ist seither fast immer unbeanstandet verwandt, z. B. von NÄGELI, BORNET-THURET u. a., und doch darf man mit GOEBEL wohl fragen, ob diese Benennung richtig oder zweckmäßig ist, oder ob nicht die Spermatiummutterzelle den Namen Antheridium verdient. Tatsächlich hat Graf SOLMS die letztere Bezeichnung bei seiner Bearbeitung von Batrachospermum gewählt.

Erinnern wir zunächst einmal an die grünen und braunen Algen, so wird bekanntlich bei allen diesen als Antheridium diejenige Zelle bezeichnet, welche die Spermatozoiden erzeugt, und überall in jener Gruppe ist es für den Begriff völlig gleichgültig, ob aus einem Antheridium zahlreiche Spermatozoiden hervorgehen wie bei Codium, Vaucheria usw. oder

nur wenige wie bei Oedogonium oder schließlich nur ein einziges wie bei Coleochaete. Und wenn wir bei Col. pulvinata die Zellen, welche ein Spermatozoid produzieren, Antheridien nennen, ja nennen müssen, dann, meine ich, bleibt auch gar nichts anderes übrig als zunächst bei einfachen Florideen wie Batrachospermum und weiter bei den komplizierteren das gleiche zu tun.

Werden dann die Antheridien bei Helminthora usw. zu distinkten Gruppen vereinigt, so nennt man diese mit GOEBEL recht einfach Antheridienstände. Für den, der die SCHMITZ'sche Auffassung vom Fadenaufbau der Florideenthallome teilt, werden dann überall die Antheridienstände Systeme oder Komplexe gestauchter Sprosse, die im einzelnen natürlich sehr mannigfaltig aufgebaut sind.

Die hier vorgenommene Vertauschung der Begriffe hat natürlich mancherlei Bedenken, allein mir scheint es doch vorteilhaft, von der alten AGARDH'schen Bezeichnung endlich abzusehen, an der wohl schon mancher Anstoß genommen hat. Sie war in erster Linie auf die Antheridienstände der Rhodomeleen gegründet und, soweit ich sehe, beruhte sie auf der ganz entfernten Ähnlichkeit dieser mit den Antheridien der Moose.

Wenn wir jetzt versuchen, den Aufbau der Antheridienstände und deren Anordnung wenigstens für einige Fälle darzulegen, so mag im voraus bemerkt sein, daß die Quellen für die Erkenntnis dieser Organe ziemlich spärlich fließen. Die Angaben sind meist äußerst zerstreut in den Monographien, in den Arbeiten über den weiblichen Sexualapparat oder in denen über den vegetativen Aufbau, die wir alle schon oben der Hauptsache nach zitierten. Ich glaube auch kaum, daß ich alle Angaben gefunden habe.

Die Antheridien kommen naturgemäß nur für kurze Zeit zur Beobachtung; diese Tatsache, sowie der Umstand, daß man ihrer Stellung und Entwickelung vielfach keine besondere Bedeutung beimaß, erklären wohl hinreichend die Vernachlässigung, die ihnen mehrfach zuteil wurde.

Ähnlich wie bei Batrachospermum finden sich die Antheridien auch bei manchen anderen Florideen mehr oder weniger an den Tragästen zerstreut. Es sind das fast immer Formen, deren Büscheläste völlig frei liegen oder doch nur durch eine äußerst dünnflüssige Gallerte zusammengehalten werden. Diese kann eben von den Spermatien, auch wenn sie zwischen den Zweiglein entstehen, ohne Schwierigkeit passiert werden. Sowie aber der Zusammenschluß der Rindenfäden auch nur ein wenig dichter, die Gallerte ein wenig fester wird, wie z. B. bei Helminthora, dann rücken die Antheridien völlig an die Spitzen der radiären Rindenfäden, d. h. an die Oberfläche des Thallus, ganz so wie die Tetrasporangien.

Diese oberflächliche Lage der Antheridien ist charakteristisch für zahlreiche Vertreter unserer Gruppe, welche eine fest geschlossene Außenrinde besitzen; hier treten sie meist in unregelmäßig begrenzten Flecken oder Polstern auf, welche vielfach regellos, bisweilen aber nach bestimmten Gesetzen über die Thallome verteilt sind. Wie Fig. 427 zeigt, tritt diese Lagerung der männlichen Organe in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auf und ist so häufig, daß Beispiele nicht angeführt zu werden brauchen. Auch die verschiedenen Typen des anatomischen Baues bedingen in dieser Hinsicht nicht immer einen Unterschied.

Es handelt sich in allen diesen antheridialen Flecken um farblose Fortsätze der Rindenzellen. Da auf einer solchen oft mehrere Antheridien entspringen, liegt nichts anderes vor als weitergehende Verzweigung der radiären Rindenfäden an ihrer Spitze.

Speziell bei den Formen mit Zentralfaden sind die männlichen Flecken nicht selten an bestimmte Stellen des Thallus gebunden; das mag an dem Beispiele von Lemanea erläutert werden. Nach den verschiedenen Autoren, welche wir bereits oben (S. 575) erwähnten, stehen die Antheridien bei Lemanea an den aufgeschwollenen Internodien; sie bilden dort bei Lemanea selbst vollständige Binden, bei der Untergattung Sacheria aber getrennte

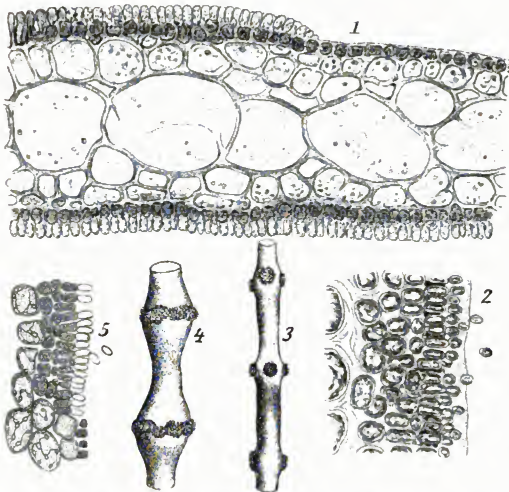


Fig. 427. Antheridienstände. *1 Rhodymenia palmata* n. THURET. *2 Grateloupia Cosentinii* n. BERTHOLD. *3 Lemanea nodosa* n. SIRODOT. *4 Sacheria mamillosa* n. dems. *5 Lemanea australis* n. ATKINSON.

Flecken (Fig. 427, *3*, *4*). Ein Vergleich mit Fig. 358 auf Seite 576 ergibt, daß die Antheridien fast immer über den Enden der Längsfäden stehen. Sie stellen eben einfach die letzten Auszweigungen derselben dar, welche etwas weiter gehende Teilungen erfahren als das sonst bei den Rindenzellen der Fall ist (Fig. 427, *5*). Die unter den hellen Antheridien liegenden Rindenzellen sind hier besonders stark gefärbt.

Die mit Lemanea nahe verwandte Tuomeya bildet ihre Antheridienstände auch gewöhnlich in gürtelförmiger Anordnung aus, doch stehen dieselben an den Knoten und verdanken ihren Ursprung Fäden, welche aus dem Zentralfaden oder von der Basis der Wirteläste entspringen und radiär auswärts bis über die Oberfläche der Rinde vorgetrieben werden. SETCHELL schildert das näher und weist auch auf die Bedeutung hin, welche die Lage der Antheridien an der Oberfläche für die Verbreitung der Spermatien hat.

Nicht immer sind aber die Antheridienstände der Florideen so flach, wie das Fig. 427 angibt, vielmehr erscheinen sie u. a. bei Polyides als ziemlich derbe Polster (Fig. 428, *4*), welche über die Thallusoberfläche weit hervorragen. Diese Nemathecien, vergleichbar den Tetrasporen bildenden Organen desselben Namens, bestehen aus zahllosen parallel gestellten rindenbürtigen Fäden (Fig. 428, *1*, *2*), welche seitlich ganz kurze Sproßbüschel erzeugen. Diese haben nach SCHMITZ (im Gegensatz zu GUIGNARD) an ihrer Basis mindestens eine sterile Zelle (*st*), welche erst die Antheridien (*a*) trägt (Fig. 428, *3*). Ist das richtig, dann wäre auch hier die von SCHMITZ vertretene Auffassung bestätigt, wonach die männlichen Organe stets Endzellen kürzerer oder längerer Äste sind.

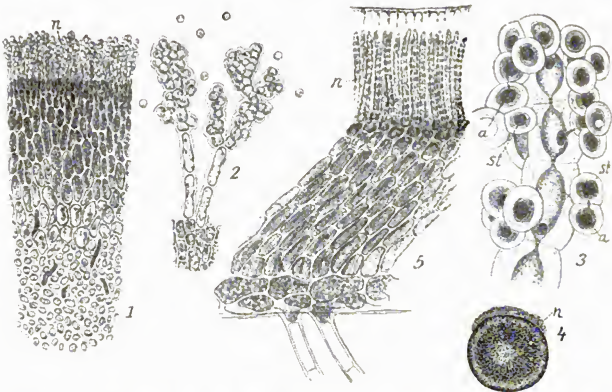


Fig. 428. Antheridienstände n. THURET u. GUIGNARD. *1—4 Polyides rotundus*; männl. Nemathecium resp. dessen Teile, verschieden stark vergr. *5 Peyssonelia squamaria*. *n* Nemathecium. *a* Antheridium. *st* sterile Tragzelle.

Diese Regel ist wenigstens scheinbar durchbrochen bei Peyssonelia und deren Verwandten, wo die in Polstern zusammengeordneten Antheridien kettenförmig gereiht sind (Fig. 428, *5*). SCHMITZ weist aber darauf hin, daß hier wohl keine simultane Ausbildung der Antheridien vorliege, wie GUIGNARD andeutet, sondern nur eine sukzedane Entwickelung etwa so wie bei der Konidienbildung von Aspergillus. Die Angaben bedürfen wohl der Nachprüfung ebenso wie diejenigen über Pterocladia, Hypnea u. a.

Im Gegensatz zu solchen Polsterbildungen machen sich bei nicht wenigen anderen Florideen männliche Konzeptakeln bemerkbar (vgl. auch das über Tetrasporen Gesagte, S. 655), z. B. sitzen die Antheridien der Galaxauren und ihrer nächsten Verwandten unter der Oberfläche in Höhlungen, welche durch einen Porus mit der Außenwelt in Verbindung stehen, und ähnlich ist es bei Gracilaria (Fig. 429, *1*). Solche Bildungen brauchen aber nicht bei allen Gliedern einer Familie gleichmäßig aufzutreten; nicht für alle Sphaerococcaceen werden männliche Konzeptakeln angegeben und

ebenso ist sicher, daß Scinaia ihre Antheridien rein oberflächlich ausbildet, obschon sie sonst der Galaxaura recht nahe steht.

Die auffallendsten Konzeptakeln mit Antheridien führen die Corallinaceen (Fig. 429, *2*, *3*). Die fraglichen Höhlungen entwickeln und gestalten sich genau wie die Tetrasporen-Konzeptakula an den Zweigenden (vgl. S. 655); THURET und SOLMS haben auch dies geschildert. Boden und untere

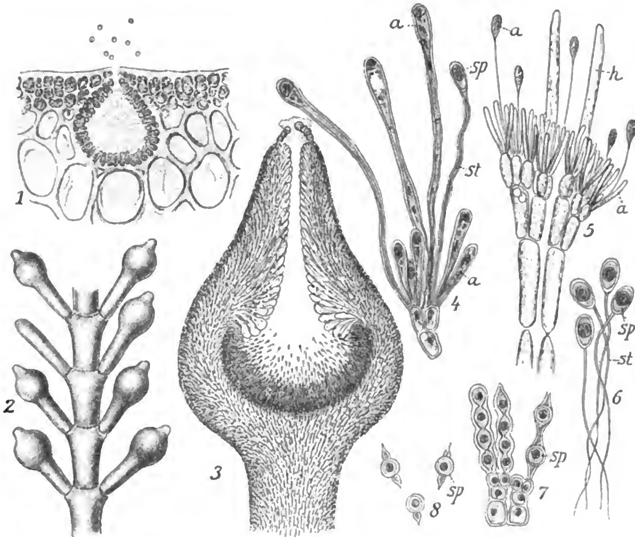


Fig. 429. Antheridienstände usw. n. THURET, Graf SOLMS, GUIGNARD. *1 Gracilaria confervoides.* *2 Corallina mediterranea;* Sprosse mit endständigen Konzeptakeln. *3* dies.; männl. Konzeptakulum im Längsschnitt. *4 Cor. officinalis;* Antheridienstände. *5 Cor. mediterranea;* dasselbe. *6 Cor. officinalis;* Spermatien mit Stielen. *7*, *8 Melobesia membranacea;* Antheridien und Spermatien. *a* Antheridien verschiedenen Alters. *sp* Spermatien. *st* Stiele. *h* Haare.

Teile der inneren Seitenwandung sind mit Antheridien ausgekleidet, während die oberen Regionen paraphysenähnlich entwickelt sind. Die antheridienbildenden Teile bestehen (Fig. 429, *4*, *5*) aus dicht palissadenähnlich gestellten Fäden, welche infolge mehrfacher Verzweigung auf ihrem Scheitel sterigmenähnliche Zellchen tragen, die gelegentlich nach SOLMS mit längeren Haaren gemischt sind (*h* Fig. 429, *5*). Aus den stäbchenförmigen Zellen entstehen die Spermatien, und zwar schildert GUIGNARD den Vorgang in folgender Weise. Das Antheridium (*a*) verlängert sich (Fig. 429, *4*) ganz erheblich und erscheint lang keulenförmig. Der Kern wandert an das Oberende der Keule und nun wird das dort liegende Plasma mitsamt

dem Kern durch eine (Zellulose?-) Membran von demjenigen im Stiel abgetrennt (Fig. 429, *4* rechts). Die obere, abgetrennte Masse stellt das Spermatium dar; an ihm bleibt auch beim Austritt aus Antheridium und Konzeptakulum der Stiel hängen (Fig. 429, *6*); dieser ist nach Solms von Membran umgeben; Guignard dagegen gibt an, daß die Zellwand vollständig verschleime und nur das Plasma des Stieles erhalten bleibe.

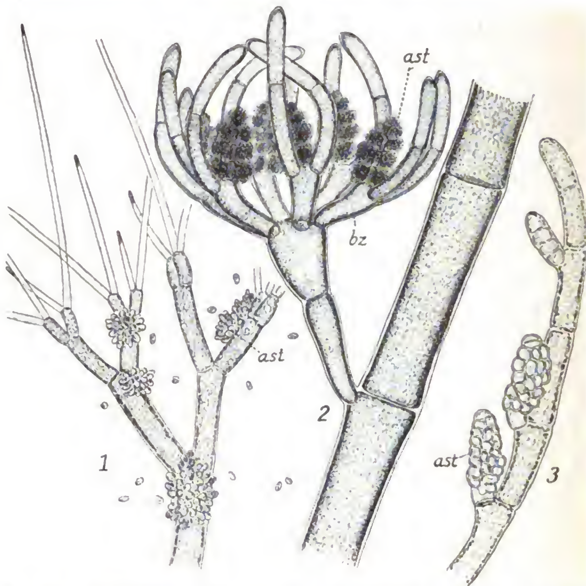


Fig. 430. Antheridienstände (*ast*) n. Thuret. *1 Callithamnion corymbosum*. *2 Griffithia setacea*. *3 Spermothamnion flabellatum*. *bz* Basalzelle.

Das Geschilderte gilt für Corallina und die nächsten Verwandten; bei Melobesia ist eine Kettenanordnung der Antheridien zu verzeichnen (Fig 429, 7), und nach Schmitz ist auch hier die Entwickelung in einer Kette nicht simultan, sie gleicht vielmehr einer sukzessiven Abschnürung. Aus Guignard's Angaben geht das freilich nicht hervor, nach ihm besteht ein spermatienbildender Faden aus einer Anzahl gleichartiger Zellen. In jeder Zelle ballt sich Plasma um den Kern und diese Masse wird dann durch eine Membran umhüllt (Fig. 429, *7*). Es wird aber nicht alles Plasma verbraucht, der überzählige, kernlose Rest desselben bleibt als Schwanz an dem eigentlichen Spermatium (*sp* Fig. 429, *8*) hängen.

Die in ihrem vegetativen Aufbau vielfach charakteristischen Delesseriaceen, Rhodomeleen und Ceramiaceen haben wenigstens zum Teil auch besonders ausgestaltete Antheridienstände.

Bei Delesseriaceen wie Caloglossa freilich bieten dieselben noch wenig besonderes, sie stehen nach CRAMER zu beiden Seiten der Mittelrippe, vorzugsweise gegen die Sproßenden hin, doch sind sie auch über ganze sog. Internodien in zusammenhängender Kruste verteilt. Ähnlich dürften sich Formen wie Delesseria Hypoglossum u. a. verhalten. Bei Del. sanguinea (Hydrolapathum) aber werden besondere männliche Sprößchen meist in Gruppen beisammen adventiv aus der Mittelrippe gebildet, ähnlich den Tetrasporen-Fruchtsprossen, die wir oben behandelten; sie sind auf der ganzen Oberfläche von Antheridien überzogen. Über andere Delesseriaceen liegen nur spärliche Mitteilungen vor. Es braucht kaum noch betont zu werden, daß die oberflächlichen Thalluszellen genau nach den für die Familie üblichen Regeln die kleinen Antheridien auswärts abgliedern.

Unter den Ceramiaceen bieten die Callithamnien meistens noch nichts absonderliches, und es ist z. B. nicht schwierig, die Antheridienstände von Callithamnion corymbosum (Fig. 430, *1*) auf ein System gestauchter Sprosse zurückzuführen. Ebensowenig erweckt es Befremden, wenn schon CRAMER u. NÄGELI berichten, daß bei Ceramium die Antheridien Krusten bilden, welche die Rinde überziehen. Die Krusten sind eben nichts anderes als die letzten Enden der Rindenzweiglein, die ja genügend besprochen wurden.

Etwas abweichend von dem bei Ceramiaceen Üblichen sind schon die Antheridienstände der Griffithia. Die Pflanze bildet wirtelig gestellte, wenigzellige Zweiglein und diese tragen am oberen Ende der Basalzelle (*b*; Fig. 430, *2*) den Antheridienstand, welcher seinerseits unverkennbar wiederum aus kurzen, sehr dicht gestellten und reich verzweigten Wirtelästen aufgebaut wird. Noch fester geschlossen sind die Antheridienstände von Spermothamnion, Lejolisia u. a., sie erscheinen als zapfenartige Gebilde von parenchymatischem Aufbau (Fig. 430, *3*); indes kann man sich auch hier überzeugen, daß die Struktur auf reduzierte, kongenital verwachsene Sproßsysteme zurückgeht.

Die Antheridienstände der Lejolisien usw. leiten bequem hinüber zu denjenigen der Rhodomelaceen, die in ihren bekanntesten Gestalten auch zapfenartig entwickelt sind (Fig. 431). Für alle Gattungen der Familie gilt das freilich nicht.

Die Rhodomelaceen verwenden nämlich entweder (z. B. bei Rhodomela Fig. 431, *3*) die polysiphonen Sprosse direkt zur Antheridienbildung, oder sie lassen die männlichen Organe (Fig. 431, *1*, *2*) in charakteristischer Weise („blattbürtig“) an den Haartrieben entstehen. Genau dasselbe gilt auch für die weiblichen Sexualsprosse, und wir werden in dem Abschnitt, welcher von letzteren handelt, noch mancherlei Vergleichsmaterial in dieser Richtung zu bringen haben. Hier erwähne ich Folgendes.

Zwecks Bildung der Antheridien teilen sich die Rindenzellen kurzer Sprosse von Rhodomela häufiger und reichlicher als das sonst üblich ist, und so entsteht bald auf den Enden der Kurztriebe eine dichte Lage fast farbloser Zellen (Fig. 431, *3*), die später ihre Spermatien entlassen.

Die flachen Sprosse von Odonthalia verhalten sich nicht wesentlich anders, etwas abweichend sind dagegen die blättchenartigen Antheridienstände von Leveillea (Fig. 432, *2*) und die dreiseitigen von Euzoniella (Fig. 432, *1*). Hier werden die Ränder resp. Kanten nicht mit in die Antheridienbildung eingezogen.

Von solchen Gattungen scheinbar scharf getrennt sind die Polysiphonien und zahlreiche andere. Hier wird ein monosiphoner Strahl (seltener deren

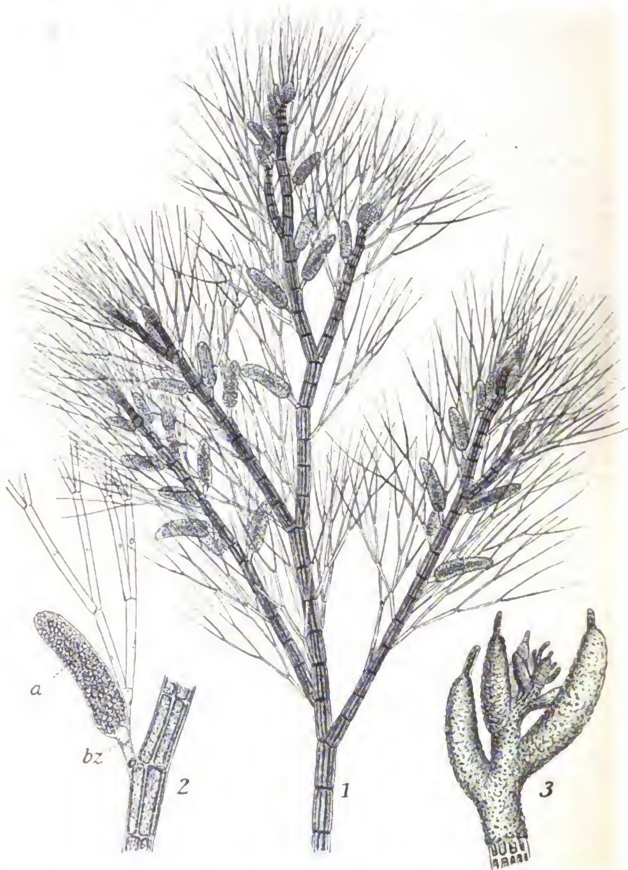


Fig. 431 n. THURET u. FALKENBERG. *1 Polysiphonia rhunensis*; Zweig mit Antheridienständen. 2 dies.; einzelner Haarsproß mit Antheridienstand (*a*). *3 Rhodomela subfusca*; Antheridienstand. *bz* Basalzelle.

mehrere) des Kurztriebes („Blattes") für die Antheridienbildung verwandt, und zwar meistens einer der unteren (Fig. 431). Zu dem Zwecke wird derselbe ganz oder partiell polysiphon ausgebildet, er bekommt, soviel ich sehe, diejenige Zahl von Perizentralen, die auch sonst für die größeren Zweige in der betreffenden Spezies Vorschrift ist. Später gliedern die Perizentralzellen zahlreiche farblose Zellen nach auswärts ab (Fig. 432, *3*), welche leicht als Antheridien erkennbar sind.

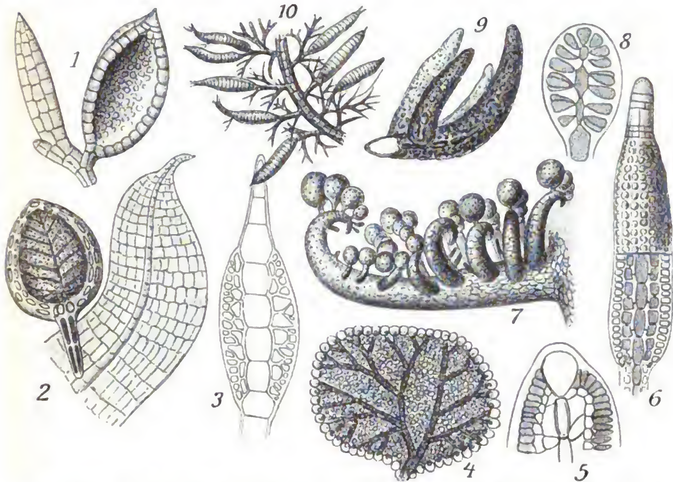


Fig. 432. Antheridienstände n. FALKENBERG. *1 Euzoniella bipartita. 2 Leveillea jungermannioides. 3 Lophothalia verticillata. 4, 5 Chondria dasyphylla*; von der Fläche und im Querschnitt. *6 Bostrychia tenella. 7, 8 Lenormandia angustifolia. 9 Lophosiphonia subadunca. 10 Heterosiphonia cladocarpa.*

Wenn hier monosiphone Seitenstrahlen der Haartriebe plötzlich den Charakter der normalen polysiphonen Sprosse annehmen, so kann man darin wohl eine Bestätigung unserer auf Seite 609 vorgetragenen Auffassung sehen, wonach Haartriebe und Normalsprosse auf die gleiche Wurzel zurückgehen, oder wonach die Haartriebe sich gar von den anderen Sprossen herleiten. Es läge also in der Ausbildung der Antheridienstände ein Zurückgreifen auf ältere Sproßformen vor. Solche Meinungen finden auch ihre Stütze in den von THURET und FALKENBERG beschriebenen Antheridienständen der Chondria u. a. Dieselben sind fast blattartig flach (Fig. 432, *4*, *5*), sie stehen an Stelle des ersten monosiphonen Seitenstrahles der haarigen Kurztriebe. Der großzellige Rand ist steril, dagegen werden Antheridien auf beiden Flächen erzeugt. FALKENBERG zeigt, daß diesen Gebilden im wesentlichen der Bau abgeflachter Chondria-Sprosse zukommt

(Fig. 432, *5*), wie er, etwas modifiziert, sich auch bei Herpochondria wiederfindet (S. 613): in einer Ebene verzweigte und kongenital verwachsene Systeme.

Im Gegensatz zu jenen flachen Organen kommen bei Lenormandia (Fig. 432, *7*, *8*) und wohl auch bei anderen Amansieen nach Falkenberg kugelige Antheridienstände vor. Prinzipiell verschieden von den bislang erwähnten sind sie nicht. Auch hier wird ein Haarsprößchen mit Perizentralen ausgestattet. Doch liefern diese, wie Falkenberg schildert, direkt die Antheridien, indem sie sich einfach quer und radial, aber nicht tangential teilen.

Zwischen den beiden Extremen, die durch Rhodomela einerseits, durch Polysiphonia andererseits gegeben sind, finden sich nun mancherlei Übergänge. Ich erwähne kurz, daß Brogniartella an einem Haartrieb mehrere Antheridienstände entwickelt und daß Lophosiphonia (Fig. 432, *9*) alle Strahlen der Haarsprosse zu solchen Organen umgestaltet. Auch die Heterosiphonien zeigen solche Zwischenstufen (Fig. 432, *10*), die kaum eines Kommentars bedürfen, und fast selbstverständlich ist es, daß die Dasyen und Bostrychien (Fig. 432, *6*), bei welchen ja die polysiphonen Sprosse als solche vielfach monosiphon endigen, in der Ausbildung der Antheridienstände zwischen Rhodomela und Polysiphonia in der Mitte stehen. Dazu kommt, daß Rosenvinge bei Rhodomela auch monosiphone Triebe neben den normalen polysiphonen mit Antheridien bedeckt fand.

Die hier gegebene Darstellung wird bei denjenigen Widerspruch erwecken, welche zwischen „Blättern“ und „Sprossen“ bei den Rhodomeleen scharf scheiden. Ich legte oben (S. 609) die Gründe dar, welche mir persönlich diese Scheidung untunlich erscheinen lassen. In Konsequenz des dort Gesagten mußte hier der scheinbar scharfe Unterschied zwischen „blattbürtigen“ und „sproßbürtigen“ Antheridien verwischt werden. Wir werden auch noch zu zeigen haben, daß zwischen blatt- und sproßständigen Cystokarpien kein durchgreifender Unterschied existiert.

2. Die Karpogonien und ihre Befruchtung.

Daß das Karpogonium tatsächlich das weibliche Organ der Florideen sei, ist nicht sehr früh erkannt worden. Noch im Jahre 1861 sprach Nägeli die Tetrasporen als Sexualzellen an und erst 1867 demonstrierten Bornet und Thuret den Sachverhalt klar und richtig, indem sie die Verkettung von Spermatium und Karpogonium nachwiesen.

Das letztere bildet, wie wir schon oben erwähnten, das Endglied einer kurzen Zellreihe, des Karpogonastes (Fig. 434). Dieser besteht häufig aus wenigen Zellen (speziell die Drei- oder Vierzahl herrscht vor), doch kann er auch komplizierter gebaut sein; er stellt z. B. bei Dudresnaya purpurifera ein gefiedertes Zweigsystem dar. Die Karpogonäste sind bald gerade, bald charakteristisch gebogen, je nach ihrer Stellung und Lage in bezug auf andere Thalluszellen.

Der Entstehungsort der Karpogonäste pflegt die Innenrinde zu sein, d. h. bei den wirtelig verzweigten Florideen wie Batrachospermum, Dudresnaya, Calosiphonia u. a. (Fig. 433, *1*, *2*) stellen sie kurze Seitenzweiglein an älteren Teilen der Quirläste dar, bei Formen des Springbrunnentypus entwickeln sie sich meistens ebenfalls seitlich an den größeren radiären

Rindenfäden, mehr oder weniger weit von der Peripherie entfernt (Fig. 433, *3*, *4*). In anderen Gruppen, z. B. in der Rhodomeleenreihe ist der meist 4-zellige Karpogonast in spezifischer Weise mit einer sogenannten Auxiliarzelle zum „Prokarp“ vereinigt, er nimmt demgemäß meist auch eine andere Stellung ein als in den obigen Gruppen. Das soll im nächsten Abschnitt verhandelt werden.

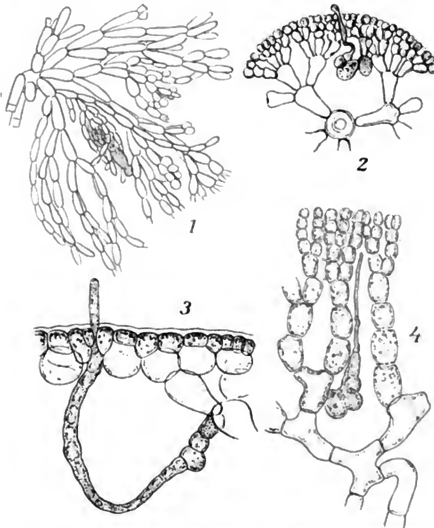


Fig. 433. Stellung der Karpogonäste n. SIRODOT u. BORNET. *1 Batrachospermum*. *2 Calosiphonia*. *3 Halymenia*. *4 Nemastoma*.

Die Karpogone selbst haben bei allen Florideen im wesentlichen dieselbe Form (Fig. 434). Auf dem konisch verbreiterten Bauch- oder Basalteil erhebt sich haarartig die Trichogyne. Vielfach ist diese langgestreckt und schnurgerade (Fig. 434, *7*), bei Batrachospermum aber erscheint sie kürzer, keulenförmig (Fig. 434, *4*), ähnlich auch bei Lemanea. Die Trichogynen der Tuomeya sind nach ATKINSON an der Spitze gelappt, bei Grinellia sind sie nach BRANNON sogar verzweigt. Vielfach werden gekrümmte Trichogynen angegeben, und bei Dudresnaya purpurifera sind sie sogar ziemlich regelmäßig spiralig eingerollt. Daneben kommen einerseits lokale Erweiterungen (z. B. Gloeosiphonia), andererseits Einschnürungen der Trichogynen vor. Letztere pflegen dann (Fig. 434, *2*, *3* Batrachospermum) unmittelbar über dem Bauchteile des Karpogons zu liegen.

Gerade Trichogynen finden sich besonders bei Gruppen wie Rhodomeleen, Ceramien usw. (Fig. 434, *7*, *8*), bei welchen das Organ fast in seiner

ganzen Länge direkt von Wasser umspült wird; die oft langen und gekrümmten Trichogynen dagegen sind besonders der Cryptonemieenreihe u. a. eigen (Fig. 433), bei welchen die Karpogonäste tief in der Rinde entstehen. Hier wird auf diesem oder ähnlichem Wege dafür gesorgt, daß die Trichogynenspitze durch die Außenrinde hindurch mit dem Wasser in Berührung kommt. Das Hervortreten der Trichogyne über die Außenrinde unterbleibt nur bei Nemalieenformen wie Batrachospermum u. a., bei denen die Zweige nicht zu einem festen Gewebe zusammenschließen und wo auch die das Ganze umhüllende Gallerte so weich ist, daß sie kein Hemmnis für die schwebenden Spermatien bildet.

Die ganze Trichogyne pflegt im befruchtungsreifen Zustande mit farblosem körnigen Plasma gefüllt zu sein; der Bauch des Karpogoniums enthält ebenfalls reichlich Plasma, daneben mehr oder weniger deutlich sichtbar je nach der Spezies ein oder mehrere Chromatophoren, welche sich bei Batrachospermum sogar mit einigen Lappen in die Trichogyne fortsetzen (Fig. 434, *2*). Die Basis des Karpogoniums pflegt auch der Standplatz für den Kern desselben zu sein, wie schon Schmitz zeigte (Fig. 434, *3*, *8*), doch sah ich ihn bei Dudresnaya wenigstens zeitweilig auch in die Trichogyne hineinwandern. Wille, Oltmanns u. a. fanden in dem gesamten Karpogonium immer nur einen Kern, Davis dagegen gibt für Batrachospermum einen Kern im Bauchteil, einen zweiten in der Trichogyne an und schließt daraus, daß das Karpogon eigentlich zweizellig sei. Allein weder Osterhout noch Schmidle konnten diese Angabe bestätigen. Ob eine Verwechselung mit anderen färbbaren Körperchen, auf welche schon Schmitz aufmerksam machte, vorliegt, bleibt abzuwarten.

Die Spermatien, deren Entstehung wir oben schilderten, dürften auf Grund ihres spezifischen Gewichtes lange schwebefähig sein; sie werden passiv, durch Wasserbewegung, an ihren Bestimmungsort, die Trichogynspitze, befördert. Andere Hilfsmittel für den Transport der fraglichen Organe sind nicht bekannt. Das überrascht in Anbetracht der oft erheblichen Zahl von Spermatien, welche vielfach einem einzelnen Trichogyn anhaften; doch reicht wohl ein Hinweis auf die riesige Menge der von jeder Spezies produzierten männlichen Organe zur Erklärung aus, sowie die fast unabweisbare Annahme, daß die Trichogynen auf ihrer Außenseite klebrige Substanz (vulgo Schleim) führen. Schmidle konnte auch auf der Spitze der Trichogyne von Batrachospermum eine Schleimkappe direkt nachweisen.

Die Spermatien umgeben sich, wie das Bornet-Thuret, Schmitz u. a. längst geschildert haben, spätestens nachdem sie mit der Trichogyne in Berührung kamen, mit Membran, alsdann werden die Wände, welche beiderlei Organe trennen, an der Berührungsstelle aufgelöst. Auf diesem Wege wird mindestens ein Spermatium mit dem Karpogon verbunden (Fig. 434, *4*), doch dürften sich in manchen Fällen auch mehrere männliche Organe mit dem weiblichen vereinigen (Fig. 434, *8*). Ist die trennende Wand geschwunden, so wandert der Kern des Spermatiums (ob auch Protoplasma, ist unsicher) in die Trichogyne ein und wird nach abwärts geschoben (Fig. 434, *8*). Er passiert, wie es scheint ohne Schwierigkeit, etwaige verengte Stellen oberhalb des Karpogoniumbauches, begegnet sich mit dem Eikern (Fig. 434, *9*, *10*) und verschmilzt mit diesem.

So fand Wille die Vorgänge bei Nemalion. Was ich bei Dasya, Gloeosiphonia u. a. beobachtete, wenn auch mehr beiläufig, stimmt mit dem soeben geschilderten überein, und Osterhout beschreibt die Vorgänge bei Batrachospermum ebenso wie Wille diejenigen bei Nemalion. Davis dagegen hatte etwas früher behauptet, daß bei Batrachospermum zwar eine

Vereinigung von Spermatium und Trichogyne stattfinde, daß aber eine Verschmelzung der beiderseitigen Kerne nicht nachweisbar sei. Trotzdem ist nach diesem Autor die Fortentwickelung des Karpogons ohne jene Vereinigung unmöglich.

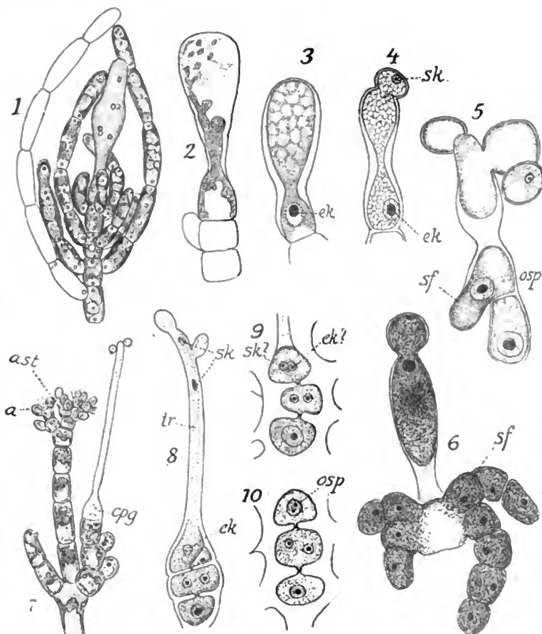


Fig. 434. Karpogone und ihre Befruchtung. *1* Karpogonast von *Batrachospermum* n. Sirodot. *2* Trichogyne von dems. n. Davis. *3*, *4*, *5* unbefruchtete und befruchtete Karpogone von *Batrachospermum* n. Osterhout. *6* Karpogon von *Batrachospermum* mit sporogenen Fäden n. Davis. *7* Karpogonast und Antheridienstand (*ast*) von *Nemalion* n. Thuret. *8* Karpogonast von *Dasya* mit zwei anhängenden Spermatien n. Oltmanns. *9*, *10* Oosporen, soeben befruchtet, n. Oltmanns. *a* Antheridium. *cpg* Karpogonium. *tr* Trichogyne. *sk* Spermakern. *ek* Eikern. *osp* Oospore. *sf* sporogene Fäden.

Nicht bloß Osterhout, sondern auch Schmidle bestreitet diese Angaben. Letzterer behauptet aber wiederum, daß der Kern des Spermatiums einmal geteilt werde, und daß einer dieser Teilkerne mit dem Eikern verschmelze. Davis' Auffassungen darf man wohl auf Grund des experimentell begründeten Widerspruches zweier Autoren fallen lassen. Osterhout's

Befunde entsprechen am meisten dem, was man zunächst erwarten würde, seine Objekte waren auch zweifellos gut fixiert. Das ist mir fraglich bezüglich der von SCHMIDLE benutzten Materialien, und so bedarf die Sache wohl einer Nachprüfung, um so mehr, als die verschiedenen Autoren verschiedene Arten behandelten.

Nach Vereinigung von Sperma- und Eikern wird der Bauch des Karpogoniums von der Trichogyne getrennt, freilich nicht durch eine normale Querwand, sondern durch einen Gallertpfropf nach der üblichen Ausdrucksweise, d. h. ähnlich wie bei Codium, Bryopsis u. a. werden in einigen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich der Trichogynenwand an der fraglichen Stelle Schichten von Gallertnatur aufgelagert, welche sich schließlich berühren und damit den Verschluß herbeiführen (Fig. 434, *5*, *6*).

Damit ist die Trichogyne außer Funktion gesetzt, sie geht meistens unter Verschrumpfen zugrunde, in einigen Fällen (z. B. Batrachospermum) bleibt sie mit Plasmaresten gefüllt (Fig. 434, *5*, *6*) ziemlich lange kenntlich, ohne indes noch eine Bedeutung zu haben.

Die befruchtete und abgegliederte Eizelle erhält keine Membran, die von derjenigen des Karpogoniums unabhängig wäre, vielmehr bleibt sie von dem letzteren umschlossen.

Wie bei Coleochaete, Vaucheria, Fucus usw. kann man die befruchtete Eizelle auch bei den Florideen Oospore nennen, und wie bei den Fucaceen besitzt diese kein Dauerstadium, sie treibt vielmehr sofort (Fig. 434, *5*, *6*) nach verschiedenen Richtungen eine Anzahl von Fäden, die wir als sporogene bezeichnen — SCHMITZ nannte sie Gonimoblasten — und an den letzteren entstehen dann direkt oder indirekt die Karposporen. Von den Einzelheiten reden wir später, hier konstatieren wir zunächst, daß abweichend von Fucaceen, Siphoneen usw. ein Pflänzchen entsteht, das der Mutterpflanze vollkommen unähnlich ist; da dasselbe außerdem dauernd mit der letzteren in Verbindung bleibt, ja sich nicht selten auf Kosten derselben ernährt, tritt die Ähnlichkeit mit den Moosen so deutlich hervor, daß man unwillkürlich dazu gedrängt wird, die bei Archegoniaten vorhandene Terminologie auch hier anzuwenden, und so habe ich im Anschluß an BOWER, der diese Ausdrücke wohl zuerst gebrauchte, schon oben (S. 537) von dem Gametophyten und dem Sporophyten geredet, von letzterem als dem Produkt der Oospore, als dem Träger und Produzenten der Karposporen.

Die Ausgestaltung des Sporophyten ist, wie wir schon oben andeuteten, eine ungemein mannigfaltige; wenn ich jetzt dazu übergehe, dieses wechselvolle Verhalten zu schildern, so finde ich keinen Grund, die Umgrenzung irgendwie nennenswert zu ändern, welche SCHMITZ den einzelnen Florideenfamilien eben wegen der Beschaffenheit des Sporophyten gab. Eine etwas andere Reihenfolge aber zu wählen, als SCHMITZ es z. B. in ENGLER-PRANTL tat, schien mir im Interesse einer konsequenten Darstellung zweckmäßig. Die von mir gewählte Gruppierung soll aber nicht unbedingt eine Verwandtschaft der großen Gruppen zum Ausdruck bringen.

IV. Sporophyt und Karposporen.

Nach dem Verhalten der sporogenen Fäden unterscheiden wir in engem Anschluß an SCHMITZ

1. **Nemalionales.** Sporogene Fäden bald kurz, bald lang; sie gehen niemals Verbindungen mit dem Gametophyten ein, ein organischer Zusammenhang mit dem letzteren besteht nur im Karpogonium.

2. **Cryptonemiales.** Sporogene Fäden, meist stark entwickelt, erfahren in der Regel vielfache Verschmelzungen mit bestimmten Nährzellen, den Auxiliarzellen. Letztere im Thallus zerstreut und fast immer ohne direkte Beziehungen zu den Karpogonästen.

3. **Ceramiales.** Karpogonäste und Auxiliarzellen stehen paarweise beisammen, zu einem Prokarpium von bestimmter Form vereinigt. Die sporogenen Fäden sind ganz kurz oder der Sporophyt ist überhaupt auf eine einzige Zelle reduziert. Diese tritt in die Auxiliarzelle über und entwickelt sich in ihr weiter. Meist typische Cystokarpien.

Diese drei Gruppen möchte ich als die Hauptreihe der Florideen auffassen; einer Nebenreihe gehören, soweit unsere in dieser Beziehung unvollkommenen Kenntnisse reichen, an die

4. **Gigartinales.** Sie besitzen ein Prokarpium, das in mancher Beziehung an das der Ceramiales erinnert. Von der Auxiliarzelle gehen nach Aufnahme der sporogenen Zellen mehr oder weniger lange, sporogene Fäden aus, welche zwischen dem Fadengeflecht des Sporophyten Haufen von Karposporen bilden.

5. **Rhodymeniales.** Karpogone und Auxiliarzellen nahe beisammen, aber nicht immer zu typischen Prokarpien vereinigt. Auxiliarzelle wird erst nach der Befruchtung des Karpogons gebildet. Der Sporophyt entwickelt in einem derbwandigen Cystokarp einen eigenartigen Fruchtkern, welcher dem Grunde der Höhlung angeheftet ist.

1. Nemalionales.

Batrachospermum und seine Verwandten bieten in der Entwickelung des Sporophyten relativ einfache Verhältnisse, die auch schon ziemlich früh von BORNET-THURET, Graf SOLMS, SIRODOT und später von SCHMITZ, DAVIS u. a. richtig erkannt sind.

Die Oospore von Batrachospermum treibt erst einen, dann mehrere etwas rückwärts gerichtete Fortsätze (Fig. 435, *1* u. 434, *5*, *6*), welche wohl meistens die älteren Wandschichten des Karpogoniumbauches durchbrechen. Diese Fortsätze sind, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, die Anfänge der sporogenen Fäden; sie werden durch Querwände gegliedert und wachsen nach wiederholter Teilung und Verzweigung zu dichten Fadenbüscheln heran (Fig. 435, *2*). Schließlich schwillt die Terminalzelle eines jeden Zweigleins stark an und füllt sich gleichzeitig mit Plasma- und Reservestoffen. Damit ist im wesentlichen die Bildung der Karposporen beendet; es bedarf nur noch des Aufreißens der Membran, um den ganzen Inhalt in Gestalt einer nackten Kugel zu entleeren. Die ganze Entwickelung der Karpospore gleicht derjenigen einer Monospore ungemein. Beide

Batrachospermum u. a.

stimmen auch darin überein, daß das Ruhestadium fehlt. Die Karpospore keimt alsbald nach dem Austritt, indem sie sich mit Membran umgibt.

Bei den Nemalieen, bei Lemanea u. a. wird das Bild dadurch ein wenig verändert, daß die Karposporenbildung nicht auf die Spitzen der sporogenen Fäden beschränkt bleibt, vielmehr können fast alle Zellen derselben dazu verwandt werden, und so kommt eine Reihenanordnung der Karposporen zustande. Ziemlich leicht kenntlich ist dieselbe bei Lemanea, schwer zu entziffern dagegen bei Nemalion, Helminthora usw., weil hier alles zu einem dichten Knäuel von Sporen zusammengezogen ist (Fig. 435, *3*).

Überall aber läßt sich zeigen, daß der fragliche Prozeß an den Zweigspitzen beginnt und gegen deren Basis vorschreitet.

Die äußersten Karposporen werden dann natürlich zuerst abgestoßen, die unteren folgen später, ähnlich wie die Gonidien von Aspergillus, Penicillium usw.

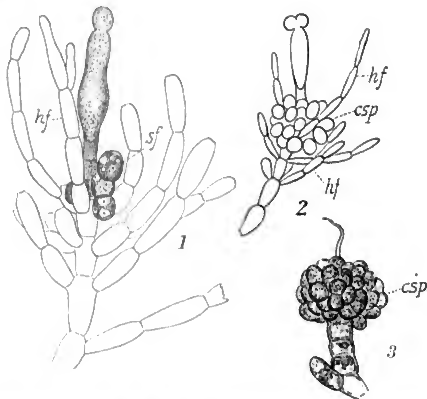


Fig. 435 n. SIRODOT, SCHMITZ, THURET. *1 Batrachospermum;* Karpogon kurz nach der Befruchtung. *2* dass. etwas älter. *3 Nemalion;* Karposporen. *sf* sporogener Faden. *csp* Karpospore. *hf* Hüllfäden.

Auch sonst bestehen Differenzen unter den einzelnen Gattungen; von solchen sei die Tatsache erwähnt, daß nicht selten, z. B. bei Chantransia (s. a. MURRAY, LEHMANN), Nemalion u. a. die Oospore durch eine Querwand in zwei über einander liegende Zellen zerfällt; erst dann entsprossen die sporogenen Fäden und zwar bei Chantransia aus beiden, bei Nemalion u. a. nur aus der oberen Zelle: die untere bleibt hier als Stielzelle völlig steril.

Oft schon vor, meistens aber nach der Befruchtung treiben die Zellen des Karpogonastes, speziell die eigentliche Trägerin des Sexualorgans (die hypogyne Zelle) mehr oder weniger zahlreiche seitliche Vorstülpungen (Fig. 434, *1* u. 435, *1*), welche zu mehr oder weniger dichten Hüllen um die Masse der Sporen und der sporogenen Fäden werden (*hf* Fig. 436, *1*, *2*). Diese Hüllfäden sind in der bislang behandelten Gruppe aber niemals fest

vereinigt. Sie treten bei Liagora, Helminthora (Fig. 436) u. a. sehr deutlich hervor, sind dagegen bei Batrachospermum weniger entwickelt; hier wachsen sie oft zwischen die sporogenen hinein (Fig. 435, 2). Bei Chantransia, Nemalion u. a. werden diese Hüllfäden völlig vermißt.

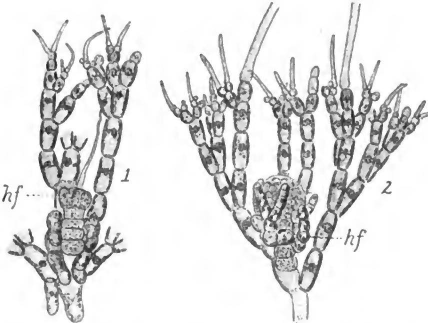


Fig. 436 n. THURET. *Helminthora divaricata;* junge Karposporenhaufen von Hüllfäden (*hf*) umgeben.

Dort, wo sie existieren, kann man nach der üblichen Definition wohl von Cystokarpien, d. h. umhüllten Sporophyten reden. Ob diese Hüllen, welche den Austritt der Karposporen ins Wasser nicht hemmen, einen realen Schutz bedeuten, mag dahingestellt sein.

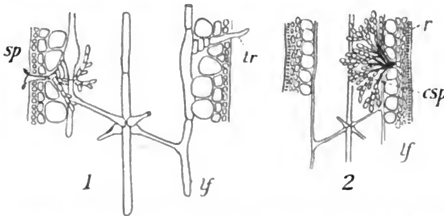


Fig. 437. *Lemanea torulosa* n. SCHMITZ. *1*, *2* Längsschnitte durch einen fertilen Sproß. *tr* Trichogyne. *sp* Spermatien. *csp* Karposporen. *r* Rinde. *lf* Längsfäden.

Ein solcher wird dagegen wohl den Karposporen der Lemanea zuteil. *Lemanea.* Der Bauch des Karpogons befindet sich hier innerhalb der Rinde (Fig. 437, *1*), und nach der Befruchtung wachsen die kurzen sporogenen Fäden einwärts gegen den Hohlraum der Borstensprosse, um hier kettenförmig Karposporen zu bilden (Fig. 437, *2*). Diese werden erst durch Zerbrechen der Muttersprosse oder auch durch Öffnungen in deren Internodien frei und können sogar in den „Borsten“, wie BRAND zeigte, eine Zeitlang konser-

viert werden. Wenn nämlich in wasserarmen Perioden die Bäche versiegen, welche die Lemanea beherbergen, bleibt in den trocken gelegten Borsten, wohl vermöge des Schleimgehaltes, soviel Feuchtigkeit zurück, daß die Karposporen nicht zugrunde gehen. Bei erneuter Überflutung zerfallen die Muttersprosse und die Karposporen werden frei.

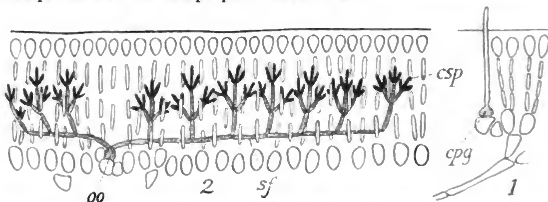


Fig. 438. *Dermonema* n. SCHMITZ. *1* unbefruchtetes Karpogon (*cpg*) in der Innenrinde. *2* Sporophyt, welcher von der Oospore (*oo*) aus sporogene Fäden (*sf*) entsendet. *csp* Karposporen.

Dermonema. Als Schutzsuchender gibt sich auch der Sporophyt von Dermonema zu erkennen (Fig. 438). Derselbe ist hier weit stattlicher entwickelt als bei irgend einer der Formen, die wir bislang behandelt haben. Von der Oospore (Fig. 438) natürlich ausgehend kriechen lange sporogene Fäden parallel zur Oberfläche durch die Innenrinde. Sie entsenden nach auswärts zahlreiche Zweigbüschel und diese liefern an den Astspitzen die Karposporen (*csp*).

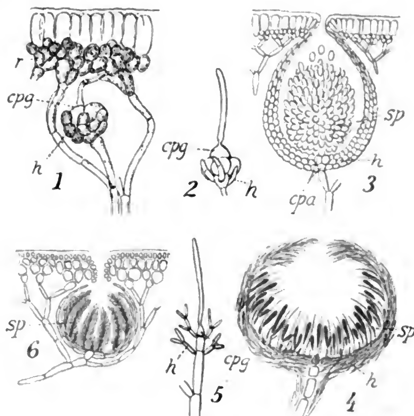


Fig. 439. Karpogone und Cystokarpien n. THURET u. SCHMITZ. *1—3 Scinaia furcellata. 4 Galaxaura fragilis. 5, 6 Galaxaura adriatica.* *r* Rinde. *cpg* Karpogon. *cpa* Karpogonast. *h* Hüllfäden. *sp* Sporophyt.

Dermonema liefert den Übergang zu den hübschen Fruchthöhlungen der Chaetangiaceen. *Chaetangieen.*

Der Karpogonast von Scinaia liegt wie üblich in der Innenrinde (Fig. 439). Schon vor der Befruchtung treten an den Tragzellen des Karpogoniums kurze, teils dünne, teils derbere Zweige (*h* Fig. 439, *1*) auf; nach Vollendung des Sexualaktes wachsen diese zu reich verzweigten, meist dünnen Fäden aus, welche sich fast pseudoparenchymatisch zu einem Gehäuse vereinigen, das krugartig (Fig. 439, *3*) den inzwischen entstandenen Sporophyten (*sp*) umschließt (Fig. 439, *3*). Etwa an der Stelle, wo die Trichogyne die äußersten Rindenschichten passierte, weichen diese ein wenig aus einander. Damit entsteht ein Porus zum Austritt der Sporen und das Ganze gewinnt das Aussehen eines eingesenkten Peritheciums. Die sporogenen Fäden von Scinaia sitzen am Grunde des Gehäuses, sie weichen nicht wesentlich von denjenigen des Batrachospermum usw. ab. Bei Galaxaura adriatica Zan. aber ist der Sporophyt erheblich größer (Fig. 439, *6*), hier bildet er reich verzweigte Büschel, welche fast den ganzen Hohlraum des Gehäuses ausfüllen; Galaxaura fragilis u. a. endlich imitieren die Perithecien aufs vollkommenste (Fig. 439, *4*). Die Zweige des Sporophyten kriechen an der Wandung des Hohlraumes hin und entsenden zwecks Karposporenbildung zahlreiche Seitenzweige in denselben hinein.

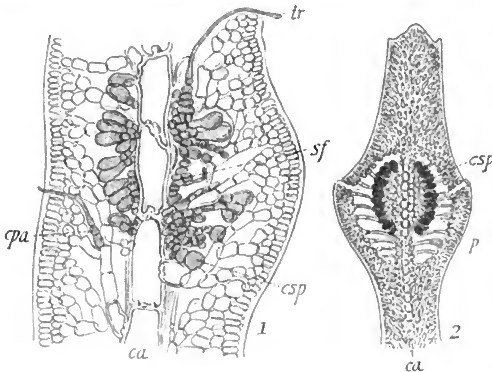


Fig. 440 n. Bornet. Längsschnitte durch fertile Sprosse von *1. Caulacanthus ustulatus*, *2. Gelidium latifolium*. *ca* zentrale Achse. *tr* Trichogyne. *cpa* Karpogonast. *sf* sporogener Faden. *csp* Karpospore. *p* Verbindungsfäden zwischen Rinde und Achse.

Die Wandung des perithecienartigen Hohlraumes ist natürlich wieder von Hüllfäden gebildet, welche aus den hypogynen Zellen (Fig. 439, *5*) schon sehr zeitig entspringen. Wir brauchten das nicht mehr zu erwähnen, wenn nicht von jenen Hüllfäden aus Zweiglein zwischen die sporogenen Fäden getrieben würden, welche den Paraphysen der Pilze auf ein Haar gleichen. Sie sind freilich nur im jugendlichen Zustande des eingesenkten Cystokarps vorhanden, später gehen sie zugrunde.

Solche Fälle stellen eins der Endglieder der Reihe dar, welche wir oben als Nemalionales bezeichneten; einen Seitenast in derselben Gruppe bilden vielleicht die Gelidiaceen und Wrangeliaceen, zwei Familien, welche SCHMITZ vereinigt, während ich glaube, sie seien besser zu trennen. Daß beide verwandt sind, bezweifle auch ich nicht.

Caulacanthus. Bei Caulacanthus und Gelidium entwickeln sich die Cystokarpien in den Spitzen kurzer Sprosse letzter Ordnung, bei den Formen mit flachen Vegetationsorganen, wie Acanthopeltis usw., bilden sich am Rande der Flachsprosse kurze, warzen- bis zitzenartige Auswüchse, die übrigens wohl Seitentrieben gleichwertig sind.

Die Karpogonäste stehen wie gewöhnlich (Fig. 440, *1*) an der inneren Grenze der Rinde. Nach der Befruchtung bildet sich bei Caulacanthus direkt aus der befruchteten Eizelle ein reichverzweigtes System sporogener Fäden, welches nach BORNET und SCHMITZ die Achsenfäden rings umwächst und außerdem (Fig. 440, *1*) Fortsätze zwischen die rindenbildenden Büscheläste treibt. An der betreffenden Stelle erweitern sich die Zellen der Zentralachse erheblich, die Büscheläste verlängern sich bedeutend und so entsteht eine Anschwellung, in welcher späterhin auch die Karposporen als Endzellen der sporogenen Fäden abgegliedert werden. Die Sporen werden frei durch eine seitliche Öffnung, welche bereits auf recht jungen Stufen angedeutet ist.

Gelidium. Die Gelidieen verhalten sich nicht wesentlich anders, nur machen sich beiderseits an den etwas abgeflachten Fruchtästen Öffnungen (Fig. 440, *2*) bemerkbar. Das Cystokarp weist eine relativ große Höhlung auf. Diese entsteht aber nicht durch Überwallung des Sporophyten von den Seiten her, sondern die Rinde hebt resp. spaltet sich infolge erheblichen Wachstums von den zentralen Teilen ab; sie bleibt aber mit ihnen durch helle und meist schmale Fäden verbunden (*p* Fig. 440, *2*).

2. Cryptonemiales.

Dudresnaya. Die Gruppe der Cryptonemiales ist, wie manche Vertreter der voraufgehenden Familien, ausgezeichnet durch ungemein lange sporogene Fäden; hier aber erscheint zum ersten Mal ein System von Nährzellen, welche in charakteristischer Weise für die Verbindung von Sporophyt und Gametophyt sorgen. SCHMITZ nannte jene Zellen zuerst Auxiliarzellen.

Das Paradigma, an welchem nacheinander BORNET, THURET, SCHMITZ und OLTMANNS die Auxiliarzellen und deren Verhalten studierten, ist die auf diesem Wege berühmt gewordene Dudresnaya, und tatsächlich zeigt kaum eine andere Cryptnonemiacee die Vorgänge mit der Deutlichkeit wie diese Gattung, mögen auch die von BERTHOLD geschilderten Genera Nemastoma, Grateloupia, Calosiphonia, Gymnophloea usw. manches Beachtenswerte bieten.

Die Karpogonäste der Dudresnaya purpurifera haben die übliche, auf S. 678 geschilderte Stellung als Seitenzweiglein der Wirteläste. Sie bestehen aus einer ziemlich vielzelligen Hauptachse, welche in gleichmäßig fiederiger Anordnung kurze Seitenästchen trägt (Schema 441a). Nach der Befruchtung wachsen die sporogenen Fäden (hier meistens drei) nicht einfach wie bei Dermonema usw. durch die Astmassen hindurch, sondern sie kriechen über die Fiedern des Karpogonastes hin und alsbald vereinigen sie sich mit einzelnen Zellen des letzteren (Schema 441a). Die zur Verschmelzung bestimmten Zellen, die Auxiliarzellen, unterscheiden sich

hier kaum durch Inhalt und Größe von den übrigen vegetativen Elementen; und wenn auch die Endzellen der Fiederchen mit Vorliebe von den sporogenen Fäden aufgesucht werden, so kann doch auch die Vereinigung mit jeder beliebigen anderen Zelle des Karpogonastes Platz greifen (Schema 441a, *1*).

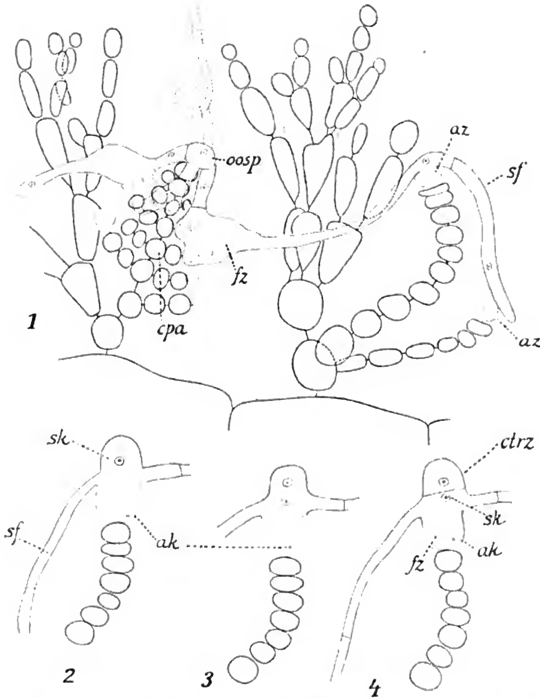


Fig. 441a. *Dudresmaya purpurifera* n. Oltmanns. Schemata für die Fusionierung der sporogenen Fäden (Zellen) mit den Auxiliarzellen. *cpa* Karpogonast. *oosp* Oospore. *fz* Fusionszelle. *sf* sporogener Faden. *az* Auxiliarzelle. *ctrz* Zentralzelle. *ak* Auxiliarkern. *sk* sporogener Kern.

Die Verschmelzung vollzieht sich durch Auflösung der Zellwände an der Berührungsstelle, und aus Schema 441a, *1* (links) ergibt sich, daß auch mehrere benachbarte Karpogonastzellen sich mit einem sporogenen Faden resp. einer sporogenen Zelle vereinigen können.

Außer der Zerstörung trennender Membranen weist das Mikroskop keine nennenswerten Veränderungen an den Auxiliarzellen auf. Mag auch das Plasma der ungleichnamigen Zellen sich vereinigen, die Kerne der Auxiliarzellen bleiben ruhig am Platze (Fig. 441a, *1*) und der Kern der sporogenen Zelle hält sich von ihnen völlig fern.

Die auf dem geschilderten Wege aus zwei oder mehr Komponenten entstandenen Fusionszellen (*fz*) entsenden nun Fortsätze, und zwar entspringen dieselben immer dort, wo der sporogene Kern lag, und aus dem Anteil, welcher der Wandung des sporogenen Fadens entsprach, wie das aus Fig. 441a an der Färbung leicht erkannt wird. Die Fortsätze werden zu langen Fäden (rot in Fig. 441a, *1*), die wir auch als sporogene bezeichnen dürfen.

Aus jeder Fusionszelle pflegt nur ein sporogener Faden hervorzugehen, da indes mehrere der ersteren entstanden sind, wird der Karpogonast zu einem Zentrum, von welchem mindestens drei Fäden ausstrahlen, die sich übrigens schon zeitig verzweigen können (Fig. 441, *1*). Die sporogenen Fäden wachsen in erheblicher Länge zwischen den Wirtelästen usw. hindurch und gelangen mit ihrer Spitze sehr bald an Auxiliarzellen (*az* Fig. 441a u. 441), welche als solche sogleich kenntlich sind. Im Gegensatz zu den Auxiliarzellen der Carpogonäste haben sie nämlich einen dicht körnigen, reich plasmatischen Inhalt, in welchem die Chromatophoren zurücktreten (Fig. 441, *1*, rechts). Sie sitzen in unserem Fall am Ende kurzer Seitensprosse der Wirteläste und die Stellung jener entspricht annähernd der der Karpogonäste (Schema 441a).

Die sporogenen Fäden wachsen häufig so direkt auf die Auxiliarzellen zu, daß man mit Berthold auch hier wohl wie bei den Pollenschläuchen, Pilzhyphen usw. an chemotropische oder ähnliche Prozesse denken darf. Mag dem sein wie ihm wolle, jedenfalls legt sich ein solcher Faden auf den Scheitel der Auxiliarzelle auf, sistiert aber damit nicht sein Wachstum, sondern schiebt seine Spitze über dieselbe vor und ermöglicht es auf diese Weise eine ganze Anzahl von Auxiliarzellen zu berühren (Fig. 441, *1*); wie viele das sind, läßt sich bei dem Wirrwarr von Fäden, der schließlich zustande kommt, kaum sagen.

Der von Auxiliarzelle zu Auxiliarzelle fortwachsende Faden bildet vor und nach der Berührung mit einer von jenen in der Weise Querwände (Fig. 441), daß ein einkerniger Fadenabschnitt entsteht. Der Kern desselben, den wir in Übereinstimmung mit den anderen von uns gewählten Benennungen als sporogenen bezeichnen, liegt fast immer in der Nähe der Auxiliarzelle (Fig. 441, *2*, 441a, *1*).

Soweit dann die Wände der letzteren und der sporogenen Zelle sich berühren, werden sie aufgelöst; die übrig bleibenden Teile beider treten an ihren Rändern in Verbindung und es scheint, daß die Verkittung fest genug ist, um ein gemeinsames Membranwachstum zu ermöglichen. Auch zwischen den beiderseitigen Protoplasten dürfte eine Vereinigung herbeigeführt werden, nicht aber zwischen den Kernen. Diese halten sich mit großer Hartnäckigkeit in denjenigen Abschnitten der Fusionszelle, welchen sie ursprünglich angehören, ja, der Auxiliarkern, wie er kurz genannt sein möge, rückt tunlichst weit von der Verschmelzungsstelle fort (Fig. 441, *2*, *3*).

Dort, wo der sporogene Kern liegt, sammelt sich immer mehr Plasma, und gleichzeitig erhebt sich an dieser Stelle der aus dem sporogenen Faden stammende Membrananteil der Fusionszelle buckelartig (Fig. 441, *3*, vgl. auch für das folgende Schema 441a). Der sporogene Kern tritt unter ständiger Vermehrung des umgebenden Plasmas in die Erhebung ein und

teilt sich alsdann in zwei. Zwischen diesen beiden sporogenen Schwesterkernen entsteht eine Zellwand, welche die Fusionszelle ungleich teilt (Fig. 441, *1*, *4*); wir nennen die untere die Fußzelle, die obere die Zentralzelle. Leicht ersichtlich ist, daß die letztere nur sporogene Elemente, wenn ich so sagen darf, enthält; Kern und Wandung leiten sich aus dem sporogenen Faden (dem Sporophyten) her, die Fußzelle aber enthält Wandungsteile, welche ungleichartigen Zellen entstammen und ebenfalls zwei ungleichartige Kerne, einen sporogenen (*sk*) und einen Auxiliarkern (*ak* Fig. 441, *4*).

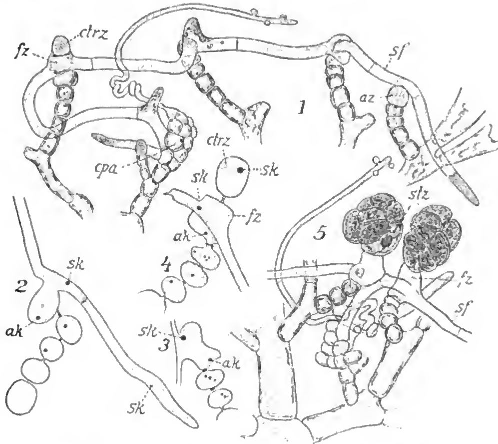


Fig. 441. *Dudresnaya purpurifera* n. Bornet u. Oltmanns. Entwickelung der sporogenen Fäden und der Karposporen; *1* u. *5* n. dem Leben, *2*—*4* n. gefärbten Präparaten. *cpa* Karpogonast. *sf* sporogene Fäden. *az* Auxiliarzelle. *fz* Fusions-(Fuß-)zelle. *ctrz* Zentralzelle. *stz* sterile Zelle. *ak* Auxiliarkern. *sk* sporogener Kern.

Der Fußzelle kommt, vielleicht von der Ernährung abgesehen, eine weitere Funktion nicht zu, die Zentralzelle dagegen gibt den Karposporen den Ursprung, indem sie sich wiederholt teilt. Dabei bleibt hier, wie in vielen anderen Fällen, an der Basis des entstehenden Sporenhaufens eine Zelle als Rest der zentralen steril zurück (*stz* Fig. 441, *5*).

Die hier geschilderten Prozesse hatte Schmitz als eine Befruchtung der Auxiliarzellen aufgefaßt, ich vermochte indes, wie beschrieben, zu zeigen, daß davon nicht die Rede sein kann.

Dudresnaya coccinea hat einen einfacher gebauten Karpogonast als die Schwesterspezies, doch fusionieren auch hier die sporogenen Fäden mit Zellen des letzteren, wie das Bornet u. Thuret so vortrefflich abgebildet haben. Die mit dem üblichen reichen Inhalt gefüllten Auxiliarzellen nehmen nicht das Ende, sondern die Mitte kurzer vom Karpogonast weit entfernter Zweige ein (Fig. 442); die Vorgänge an und in ihnen sind etwas

komplizierter. Aus der zunächst normal entstandenen Fusionszelle (Fig. 442, *1*) wird an der Stelle, wo wir die Abgliederung der Zentralzelle erwarten würden, nicht eine solche, sondern ein sekundärer sporogener Faden entwickelt (Fig. 442, *2*, *sf'*). Auch hierbei bleibt ein sporogener Kern (*sk*) in der Fusionszelle zurück; er teilt sich zweimal nach einander. Nach resp. in Verbindung mit der ersten Teilung tritt auf der einen Seite resp. Flanke der Fusionszelle (bei *ctrz*, Fig. 442, *3*) eine Zentralzelle hervor, nach der zweiten wird eine solche auf der entgegengesetzten Seite angelegt. Es verbleibt, wie ersichtlich, dabei immer ein sporogener Kern (*sk* Fig. 442, *3*) in der Fusionszelle, und die Möglichkeit weiterer Entstehung von Zentralzellen ist nicht ausgeschlossen.

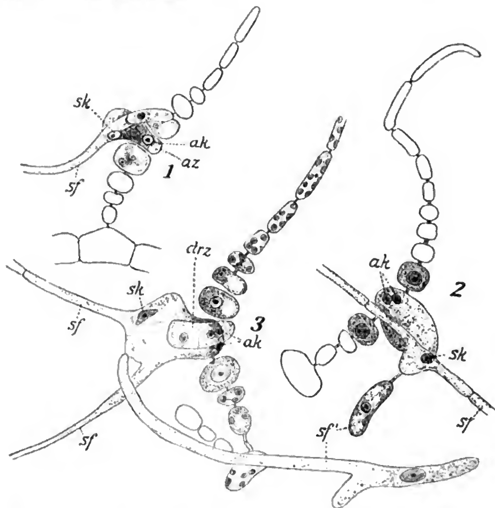


Fig. 442. *Dudresnaya coccinea* n. Oltmanns. *1* beginnende Vereinigung des sporogenen Fadens (*sf*) mit der Auxiliarzelle (*az*). *2* Bildung eines sekundären sporogenen Fadens (*sf'*). *3* Bildung der sporenbildenden Zentralzelle (*ctrz*). *ak* Kerne der Auxiliarzelle. *sk* „sporogener Kern". *az* Auxiliarzelle.

Der Auxiliarzellkern teilt sich einmal, die beiden Tochterkerne bleiben nahe beisammen an dem ihnen gehörigen Ende der Fusionszelle liegen (*ak* Fig. 442, *3*).

Sind schon zwischen den Arten einer Gattung mancherlei Differenzen bezüglich der Gestalt der Karpogonäste, der Lage der Auxiliarzellen usw. gegeben, so kann es nicht Wunder nehmen, wenn auch unter den verschiedenen Gattungen vielfache kleinere Abweichungen vorkommen. Diese alle zu diskutieren, halte ich weder für möglich noch für notwendig; ich verweise auf Berthold, Kuckuck, Schmitz u. a. und hebe nur weniges heraus.

Bei den Dudresnayen nebst ihren Verwandten Dumontia, Constantinea u. a., welche SCHMITZ als Dumontiaceen zusammenfaßt, pflegen die Auxiliarzellen in kurzen, sekundär entwickelten Seitenzweigen der Büscheläste resp. Rindenfäden gebildet zu werden, wie das bereits geschildert wurde; bei den Nemastomaceen aber (Calosiphonia, Platoma, Neurocaulon, Furcellaria, Nemastoma usw.) sind die Auxiliarzellen modifizierte Zellen jener Rindenfäden selber und zwar liegen sie, wenn auch im einzelnen wechselnd, fast immer in der Innenrinde (Fig. 444, *2*). *Verschiedene Gattungen.*

Komplizierter werden die Vorgänge bei den Grateloupiaceen (Halymenia, Grateloupia, Halarachnion usw.). Die wiederum spezifisch entwickelten Auxiliarzelläste lassen aus ihren einzelnen Gliederzellen Seitensprosse hervortreten, welche sich zu einer Hülle vereinigen (Fig. 443) und auch späterhin die Karposporen umgeben (BERTHOLD) — ein Seitenstück zu Helminthocladia resp. den Chaetangiaceen (vgl. Fig. 436, S. 685).

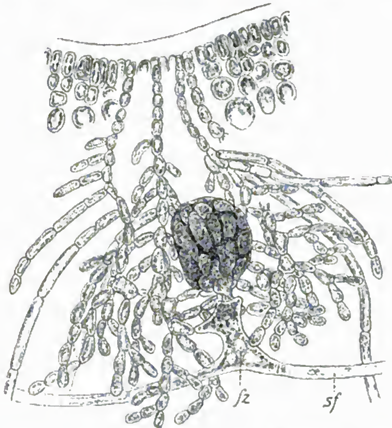


Fig. 443. *Halarachnion Consentinii* n. BERTHOLD. Karposporenhaufen, umgeben von Hüllfäden. *sf* sporogener Faden. *fz* Fußzelle.

Die verschiedenartige Entstehung der Karposporen bei den Arten der Gattung Dudresnaya wiederholt sich auch in anderen Gruppen. In den drei eben genannten Familien entsteht die Zentralzelle bald aus dem der Auxiliarzelle, bald aus dem der sporogenen Zelle zugehörigen Anteil der Fusionszelle.

Die Zentralzelle geht wohl niemals restlos in die Karposporen auf, ein basaler, steriler Teil bleibt wohl immer zurück, und aus diesem können (z. B. bei Nemastoma) nach einander mehrere Fortsätze entwickelt werden, welche unter weiterer Teilung zur Sporenbildung schreiten. In diesem Falle wäre nach der Ausdrucksweise von SCHMITZ der Gonimoblast in mehrere Gonimoloben geteilt.

Danach wird es nicht Wunder nehmen, daß auch die Karpogonäste in

unserer Gruppe vielfach verschieden sind, bald sind sie vielzellig, bald erscheinen sie nur aus drei Zellen aufgebaut.

Bei den Nemastomeen und vielen anderen Formen kann von einer Homologie zwischen Auxiliarzellästen und Karpogonästen wohl kaum die Rede sein, dagegen weist BERTHOLD darauf hin, daß dies für Grateloupiaceen zutreffe. Hier sind tatsächlich die beiderlei Astformen in Entstehung und Aufbau durchaus gleich, beide entwickeln Hüllfäden usw. Ob man hier die Auxiliarzelläste direkt als sterile Karpogonäste bezeichnen darf, übersehe ich nicht ganz.

Im Verhalten der Karpogonäste bei verschiedenen Gattungen unserer Gruppe tritt noch ein bemerkenswerter Unterschied hervor; die gleichsam blinde, erste Fusionierung der sporogenen Fäden mit Zellen des Karpogonastes unterbleibt bei Grateloupiaceen und manchen Nemastomeen. Hier wächst (Fig. 444, *1*) der sporogene Faden direkt auf ferner liegende Auxiliarzellen hin.

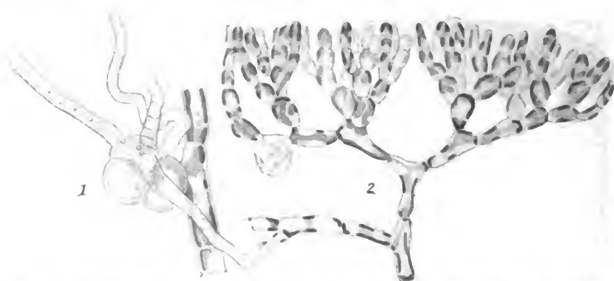


Fig. 444. *Platoma Bairdii* n. KUCKUCK. *1* Karpogonast nach der Befruchtung. Die Oospore hat mehrere sporogene Fäden getrieben. *2* Rindenbildendes Zweigbüschel mit interkalarer Auxiliarzelle.

Rhizophyllideen. Nahe Beziehungen zu den oben genannten Familien zeigt diejenige der Rhizophyllideen, für welche Polyides als Typus gelten kann (vgl. S. 672). Hier entspringen die Sexualorgane aber nicht aus der Innenrinde, sondern sie entstehen in Nemathecien; wie immer in solchen Fällen treibt die Außenrinde an bestimmt umgrenzten Stellen, namentlich in den oberen Regionen des Sprosses, ziemlich lange, zum Teil verzweigte Fäden, welche vermöge ziemlich derber Gallerte zu einem warzigen Polster vereinigt sind (Fig. 445, *1*, *2*). Die Karpogonäste nehmen in solchen Warzen das Ende gewisser Zellreihen ein; die Auxiliarzellen liegen, meist zu mehreren beisammen, interkalar in den Fäden (Fig. 445, *2*), fast wie bei Dudresnaya coccinea. Die für diese geschilderten Vorgänge der Fusionierung sporogener Fäden werden denn auch von Polyides vollständig kopiert, höchstens besteht ein kleiner Unterschied darin, daß die Auxiliarzellen von Polyides einen kurzen Fortsatz für die Aufnahme des sporogenen Fadens vorstrecken. Aus der Fusionszelle entsteht ein ziemlich langer, meist thallusauswärts gerichteter Fortsatz; er gliedert durch eine Querwand eine Zentralzelle ab und aus dieser entstehen durch tangentiale sowie radiale Teilungen zahlreiche kleinere Zellen, welche eine größere Mittelzelle mantelartig umgeben. Die Zellen des Mantels strecken sich später in radialer Richtung und werden dann, nach-

dem sie reichlich mit Plasma und Reservestoffen gefüllt sind, in je eine kleine Stielzelle (*st* Fig. 445, *3*) und eine große äußere Zelle zerlegt. Die letzteren sind die Karposporen, welche demnach in einer hohlkugeligen Schicht zusammengelagert sind. Die radialen Fäden der Nemathecien sind anfänglich (Fig. 445) noch sehr lose an einander gestellt, später aber vermehren sie sich und schließen die Früchte ganz fest ein, nur durch einen schmalen Kanal können die Karposporen später ins Freie gelangen.

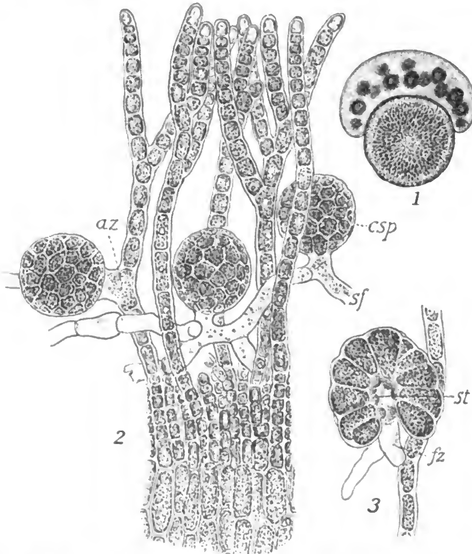


Fig. 445. *Polyides rotundus* n. Thuret. *1* Querschnitt des Sprosses mit weiblichem Nemathecium. *2* einige Fäden des Nematheciums durchwachsen von sporogenen Fäden (*sf*). *az* Auxiliarzelle. *csp* Karposporen. *3* Längsschnitt durch eine Karposporengruppe. *fz* Fußzelle. *st* Stielzellen.

Andere Rhizophyllideen weichen in der Gestalt der Früchte ein wenig ab, z. B. bildet der stielförmige Fortsatz der Fusionszelle bei Rhodopeltis (ob nach Abgliederung einer Zentralzelle, ist nicht ganz klar) nach Schmitz reichlich gabelig verästelte Zweigbüschel, welche späterhin dicht zusammenschließen.

Erscheinungen dieser und ähnlicher Art leiten hinüber zu den Squamariaceen, deren Aufbau wir auf S. 557 schilderten. Leider fehlen gute Abbildungen bezüglich der Fortpflanzung unserer Familie. Nach Schmitz liegen die Dinge am einfachsten bei Petrocelis und Cruoria. Die Karpogonäste sind den aufrechten Thallusfäden seitlich angeheftet, die Auxiliarzellen liegen interkalar in diesen. Nach Fusionierung der sporogenen Fäden mit den letzteren entstehen aus jeder *Squamariaceen.*

Fusionszelle kleine Büschel von Karposporen bildenden Fäden, ähnlich wie bei Rhodopeltis. Cruoriopsis ist insofern abweichend, als hier die Auxiliarzellen auf besonderen Ästchen stehen; sie gruppieren sich recht zahlreich um ein Karpogonium, und wenn die von diesem ausstrahlenden Fäden des Sporophyten normal mit ihnen fusioniert haben, entsteht aus jeder Fusionszelle nur eine unverzweigte, zwei- bis vierzellige Sporenkette. Daß eine solche einem ganzen Karposporenhaufen bei Dudresnaya u. a. entspricht, ist klar; es handelt sich offenbar um Rednktionen. Solche sind auch bei anderen Vertretern der Gruppe und bei Rhizophyllideen angedeutet. Im übrigen liegt hier ein Sporophyt vor ähnlich wie bei Dermonema (S. 686); der Unterschied ist nur, daß im letzten Falle die sporogenen Fäden in Auxiliarzellen vielfach verankert sind.

Peyssonelia u. a. nähern sich wieder mehr den Rhizophyllideen dadurch, daß ihre Fortpflanzungsorgane in Nemathecien gebildet werden, welche flachwarzig über die Laubfläche vortreten.

Corallinaceae. Die Corallinaceen haben wohl unter allen Florideen die eigenartigste Fruchtform. Graf Solms hat dieselbe eingehend geschildert und dabei ältere Angaben von Thuret u. a. im einzelnen berichtigt.

Ebenso wie die Tetrasporen (S. 655) und Spermatien (S. 673) werden die Karposporen unserer Familie in flaschenförmigen Höhlungen, Konzeptakeln, erzeugt, welche wiederum bei den buschigen Formen am Ende kürzerer oder längerer Sprosse oder auch an der Verzweigungsstelle der Äste stehen, bei krustigen Arten aber entweder dem Thallus eingesenkt sind oder ihm einfach perithecienartig aufsitzen.

Die sexuellen Konzeptakeln entstehen ebenso wie die Tetrasporen liefernden (S. 655), es bilden sich am Grunde die mehrerwähnten kurzen Diskuszellen und dazwischen die langen Paraphysen.

Die Diskuszellen der weiblichen Konzeptakeln liefern nach mehrfacher eigenartiger Teilung die Prokarpien, die hier recht einfach gestaltet sind (Fig. 446, *1*). Die Auxiliarzelle *az* ist die vorletzte Zelle eines aufrechten Fadens, sie trägt einige einzellige Äste und außerdem einen zweizelligen Karpogonast (*cpa*). Zwar können alle Diskuszellen ein kompletes Prokarp hervorbringen, allein in der Regel werden nur die mittleren Prokarpien voll entwickelt, und nur diese entsenden lange Trichogynen (*tr* Fig. 446, *2*) aus der Mündung des Konzeptakulums. Die seitlich gegen den Rand des Diskus stehenden Prokarpien sind meistens reduziert, die Trichogyne ist funktionsunfähig oder überhaupt nicht entwickelt, dagegen sind die Auxiliarzellen bis an den Rand der Scheibe überall ausgebildet.

Befruchtung und Verhalten der sporogenen Zellen sind nicht in allen Einzelheiten bekannt. Sicher ist, daß nur eine oder einige der zentralen Trichogynen befruchtet werden. Nach Vollendung dieses Aktes verschmelzen, vom Zentrum beginnend (Fig. 446, *2 az*), sämtliche Auxiliarzellen durch Auflösung der sich berührenden Seitenwände zu einer großen kuchenförmigen Fusionszelle (Fig. 446, *4*, *5*), welche von den unteren Zellen der Disknsfäden getragen wird (*df* Fig. 446, *5*) und ihrerseits die an der Fortpflanzung nicht beteiligten Zellen der Prokarpäste usw. (*cpa* Fig. 446, *5*) trägt.

Am Rande der Fusionszelle werden ringsherum Fortsätze vorgestreckt und dann durch eine Zellwand abgegrenzt (Fig. 446, *4*, *5*). Diese Zellen sind Zentralzellen (*cz*); sie gliedern in basipetaler Reihenfolge Karposporen ab, welche schließlich die ganze Höhlung des Konzeptaknlnms ausfüllen (Fig. 446, *3*).

Jede Karpospore enthält einen Kern, und nach allem, was wir über die Florideen wissen, kann kein Zweifel darüber sein, daß dies ein sporogener ist. Wie aber sporogene Kerne von den zentralen Prokarpien aus an den Rand der kuchenförmigen Fusionszelle gelangen, ist nicht genügend bekannt. Schmitz glaubt, allerdings ohne vollgültigen Beweis, daß sporogene Fäden von der

befruchteten Eizelle allseitig ausstrahlen und mit den Auxiliarzellen, auf oder zwischen denen sie hinkriechen, fusionieren. Auf diesem Wege wäre allerdings eine einfache und plausible Vorstellung gewonnen, und wenn sie richtig ist, würde auch gegen die weitere Meinung von SCHMITZ nichts einzuwenden sein, wonach die Corallineen mit den Sqamariaceen nahe verwandt sind, bei welchen ja auch, z. B. bei Petrocelis u. a., die Karpogone und Auxiliarzellen in den parallelfädigen Nemathecien nahe beisammen stehen.

Indes muß wohl eine erneute Untersuchung diese Fragen definitiv klären.

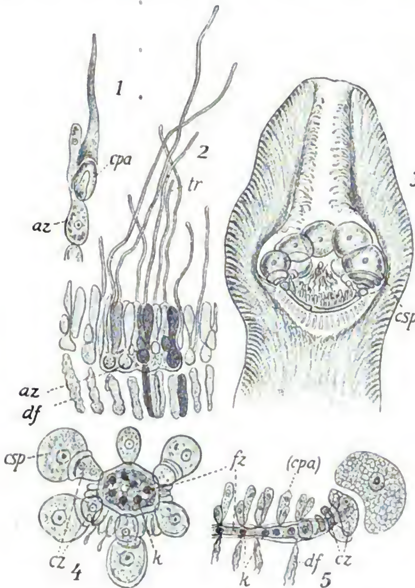


Fig. 446. *Corallina mediterranea* n. Graf SOLMS. *1* Karpogonast, der Auxiliarzelle angeheftet. 2 Stück aus der Konzeptakel-(Diskus-)Mitte mit beginnender Verschmelzung der Auxiliarzellen (*az*). *3* Längsschnitt des weibl. Konzeptakulums. *4* placentare Fusionszelle von unten (*Corall. virgata*). 5 Fusionszelle im radialen Schnitt. *cpa* Karpogonast. *tr* Trichogyne. *csp* Karpospore. *cz* Zentralzelle. *az* Auxiliarzelle. *df* Diskusfäden. *fz* Fusionszelle. *k* Kerne.

Gloeosiphoniaceae.

Bei den bislang behandelten Gruppen der Cryptonemiales wachsen die sporogenen Fäden scheinbar regellos auf die Auxiliarzellen hin und man kann niemals oder höchst selten behaupten, daß eine der letzteren auf die Fusionierung mit einem im voraus bestimmten Sporophyten angewiesen sei. In der kleinen aber interessanten Familie der Gloeosiphoniaceen tritt uns nun das letztere zum ersten Mal entgegen, und dieselbe Tatsache wird

uns auch später noch häufig zu beschäftigen haben. Hier ist das entwickelt, was man mit SCHMITZ und einigen älteren Autoren Prokarp nennt, d. h. „eine Vereinigung von Karpogonästen und Auxiliarzellen, welche sich als selbständiges Ganzes am Thallus der Mutterpflanze abheben.“

Die Prokarpien von Gloeosiphonia (Fig. 447, *1*) sitzen der Innenrinde d. h. den ältesten Teilen der Wirteläste an. Die Hauptachse des abgebildeten Zweigsystems besteht aus ziemlich zahlreichen Zellen, sie ist unterhalb ihrer Spitze (*t*) hakig gebogen und an der Umbiegungsstelle liegt (interkalar) die Auxiliarzelle (*az* Fig. 447, *1*), welche sofort durch ihre Größe auffällt.

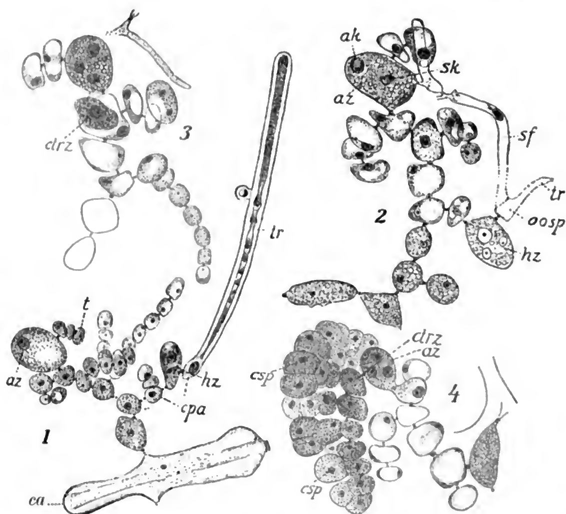


Fig. 447. *Gloeosiphonia* n. OLTMANNS. *1* Prokarpium bei beginnender Befruchtung. *2* dass. nach Eintritt eines sporogenen Kernes in die Auxiliarzelle. *3* dass. nach Abgliederung der Zentralzelle. *4* dass. nach Ausbildung der Karposporen. *ca* zentrale Achse. *t* Endzelle des Prokarpzweiges. *tr* Trichogyne. *hz* hypogyne Zelle. *oosp* Oospore. *cpa* Karpogonast. *sf* sporogener Faden. *az* Auxiliarzelle. *ak* Auxiliarkern. *sk* sporogener Kern. *ctrz* Zentralzelle. *csp* Karposporen. Die Figuren zeigen die verschiedenen Zweiglein in einer Ebene; in Wirklichkeit steht der Karpogonast meist auf der Oberseite der Prokarpachse.

Unterhalb der Auxiliarzelle entspringen mehrere zum Teil verzweigte Seitenästchen; die meisten derselben sind steril, nur einer oder bisweilen zwei der ältesten (basalen) Zweiglein sind zu Karpogonästen (*cpa*) umgebildet. An ihnen fällt eine große inhaltsreiche Zelle unmittelbar unter dem Karpogonium (hypogyn, *hz*) auf.

Wie in einem Prokarp mehrere Karpogone entwickelt sein können, so können an anderen die Karpogonäste ganz fehlen. Diese Organe verdienen

dann, streng genommen, nicht mehr den Namen Prokarp, sie sind solchen Gebilden aber völlig homolog.

Die Oospore entsendet einen sporogenen Faden ziemlich direkt auf die zugehörige Auxiliarzelle hin (Fig. 447, *2*), und diese fusioniert mit jenem. Dabei kann es sein Bewenden haben; doch kommen auch Verzweigungen des sporogenen Fadens vor, und damit ist die Möglichkeit gegeben, daß auch Auxiliarzellen fremder Prokarpien aufgesucht werden. In welchem Umfange das geschieht, übersehe ich nicht ganz. Immerhin ist hier die Auxiliarzelle noch nicht unbedingt auf ein bestimmtes Karpogon angewiesen, wie wir das später für andere Florideen zu berichten haben werden.

Abweichend von Dudresnaya schlüpft bei Gloeosiphonia der sporogene Kern (wohl nur von wenig Plasma begleitet) ganz in die Auxiliarzelle ein und zwar durch eine relativ kleine Öffnung, die alsbald geschlossen wird (Fig. 447, *2*). Dadurch erhält der Prozeß eine große Ähnlichkeit mit einer Befruchtung. Eine solche liegt aber nicht vor. Die von SCHMITZ angegebene Kernverschmelzung ist nicht nachzuweisen; die auch durch Färbbarkeit unterschiedenen heterogenen Kerne bleiben dauernd getrennt und meistens in „respektvoller" Entfernung von einander. Der Auxiliarkern wird wieder in zwei zerlegt (Fig. 447, *3*); die Auxiliarzelle bildet — in der Regel an der Stelle, wo der sporogene Kern liegt — eine Vorstülpung, und diese wird nach erfolgter Zweiteilung des letzteren als Zentralzelle abgetrennt (*ctrz* Fig. 447, *3*). Diese entwickelt einen kurzen Faden, auf dessen Rückenseite die Karposporen entstehen (Fig. 447, *4*).

Die meisten Zellen des Prokarpzweiges werden inhaltsarm, wenn die Sporenbildung beginnt, nur die Trägerinnen der Auxiliarzelle pflegen reichlich Stoffe zu führen; sie fusionieren dann mit der letzteren (Fig. 447, *4*). Nicht selten treten in ihnen auch mehrere Kerne auf. Die Zellen, welche die gekrümmte Spitze des Prokarpzweiges bilden, bleiben noch lange gleichsam als Anhang an der Auxiliarzelle erhalten (*t* Fig. 447).

Viel näher beisammen stehen die Elemente des Prokarps bei Thuretella Shousboei Schmitz (Crouania Thur.), welche BORNET, später HASSENCAMP untersuchten. Das ganze Prokarp ist im wesentlichen fünf- bis sechszellig (Fig. 448). Seitlich an einem vegetativen Zweige steht eine Tragzelle (*trz*), diese bildet einen kurzen, aufrechten Ast, in welchem die Auxiliarzelle (*az*) den untersten Platz einnimmt; über ihr steht meist nur eine Zelle. An der Tragzelle entspringt außerdem der dreizellige Karpogonast; derselbe ist so gekrümmt, daß das Karpogon der Auxiliarzelle sehr nahe liegt (Fig. 448, *1*). Nach der Befruchtung kann man von der Bildung eines sporogenen Fadens kaum

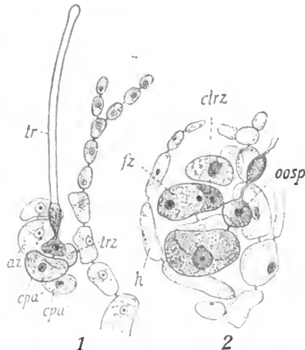


Fig. 448. *Thuretella Shousboei* n. HASSENCAMP. *1* Prokarp vor der Befruchtung. *2* dass. nach Fusionierung der sporogenen Zelle mit der Auxiliarzelle. *trz* Tragzelle. *h* Hüllfäden, alles andere wie in früheren Figuren.

reden. Ein ganz kurzer Fortsatz wird von der Oospore gegen die Auxiliarzelle getrieben und fusioniert mit dieser. Der Kern der Oospore teilt sich nur einmal und einer der Tochterkerne tritt zusammen mit etwas Plasma in die Auxiliarzelle über — als sporogenes Zellchen. In der Auxiliarzelle spielen sich im wesentlichen dieselben Prozesse ab wie bei Gloeosiphonia (Fig. 448, *2*), doch können nach einem der Dudresnaya coccinea ähnlichen Vorgange zwei Zentralzellen aus der Fusionszelle hervorgehen, welche dann ihrerseits Sporenbüschel bilden. Um dieselben entstehen Hüllfäden (*h* Fig. 448, *2*), welche von dem Tragast des Prokarps ausgehen.

Mit solchen Prokarpien, wie sie soeben beschrieben wurden, ist nun schon der Hinweis auf diejenigen Bildungen gegeben, welche ganz charakteristisch bei Ceramiaceen und Rhodomeleen auftreten.

3. Ceramiales.

a. Ceramiaceae.

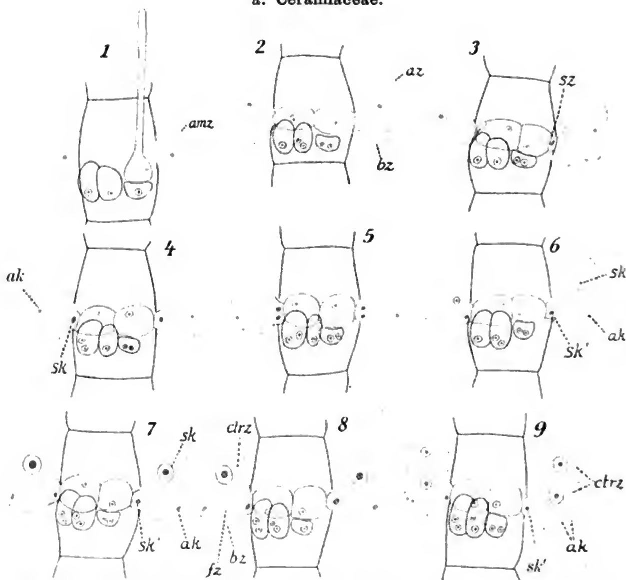


Fig. 449a. *Callithamnion corymbosum* n. Oltmanns. Schema für die Verschmelzung der sporogenen Zellen mit den Auxiliarzellen. Bezeichnungen wie in Fig. 449.

Aus der Gruppe der Ceramiaceen wählen wir als Beispiel für die Fruchtentwickelung die Callithamnien. Mögen diese auch nicht den allereinfachsten Typus darstellen, so sind sie doch durch NÄGELI, BORNET, JANCZEWSKI, SCHMITZ, PHILLIPS und mich am eingehendsten untersucht und am besten gekannt. *Callithamnion.*

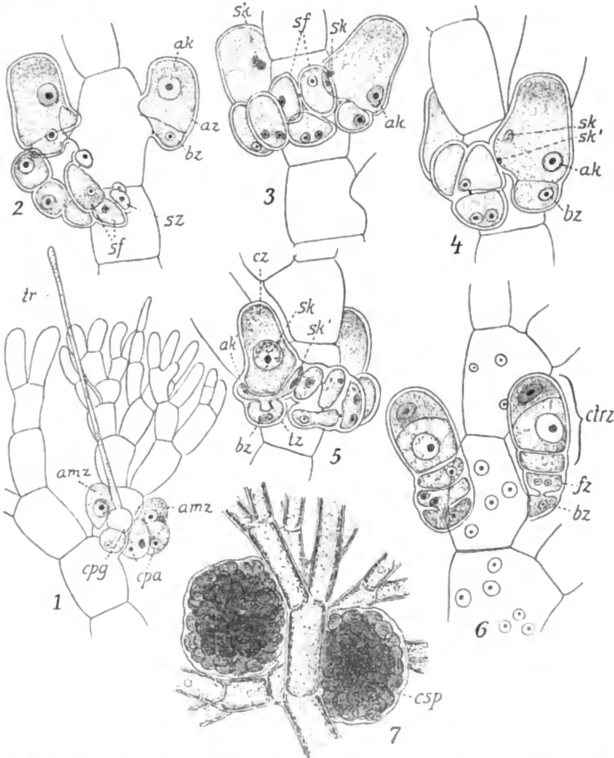


Fig. 449. Fruchtentwickelung bei *Callithamnion corymbosum* n. OLTMANNS u. THURET. *1* Zweig mit unbefruchtetem Prokarp. *2* Prokarp nach der Befruchtung; Karpogonast mit sporogenen Zellchen (*sz*) durch Druck losgelöst. *3* dass. nach Eintritt des sporogenen Kernes und nach dessen Teilung. *4* dass.; Wanderung des einen sporogenen Kernes. *5* dass. nach Bildung der Fußzelle. *6* dass.; Teilungen der Zentralzelle. *7* reife Früchte. *cpg* Karpogon. *cpa* Karpogonast. *amz* Auxiliarmutterzelle. *az* Auxiliarzelle. *bz* Basalzelle. *fz* (resp. *tz*) Fußzelle. *cz*, *ctrz* Zentralzelle. *sf* sporogener Faden. *sz* sporogene Zelle. *sk* sporogener Kern. *ak* Auxiliarkern. *csp* Karposporen.

Von dem Aufbau des Prokarpastes gab SCHMITZ in seinen späteren Publikationen eine völlig korrekte Darstellung; ich konnte seine Angaben bestätigen und durch das Studium der Kerne vervollständigen. Danach entspringen aus der Gliederzelle eines oberhalb reich verzweigten Astes in annähernd opponierter Stellung inhaltsreiche Zellen, die wir sofort Auxiliarmutterzellen nennen wollen (*amz* Fig. 449, *1*). Sie stellen, wie wir weiter unten begründen werden, reduzierte Seitenäste dar; dies geht schon aus dem Umstande hervor, daß in einigen Fällen ein zweizelliger Ast an entsprechender Stelle entwickelt wird. Aus dem einen jener „einzelligen Zweige" (dem rechten in unserer Figur) entsteht dann ein vierzelliger Karpogonast (*cpa* Fig. 449, *1*). Derselbe ist der Auxiliarmutterzelle an deren Basis seitlich angeheftet, wie aus Fig. 449, *2* besonders deutlich zu erkennen ist; er legt sich binden- oder wurmartig um die fertile Gliederzelle derart, daß das Karpogonium (*cpg*) selbst ungefähr die Mitte zwischen den beiden Auxiliarmutterzellen einnimmt. (Vergl. auch Schema 449a.)

Erst nach vollzogener Befruchtung teilt sich (das ist die Regel bei allen Ceramiaceen) die Tragzelle des Karpogonastes in eine kleinere untere Basalzelle (*bz* Fig. 449, *2*) und eine obere größere, welch letztere die Auxiliarzelle (*az*) darstellt. Die gegenüberliegende große Zelle verhält sich entsprechend, und beide senden nasenartige Vorsprünge gegen einander oder vielmehr gegen das Karpogonium. Dasselbe hat inzwischen einen kurzen, zweizelligen sporogenen Faden (*sf*) entwickelt und dieser produziert nach rechts und links je ein (bisweilen zwei) sporogenes Zellchen (*sz*). Diese in Fig. 449, *2* durch Druck freigelegten Elemente sind an intakten Prokarpien oft schwer sichtbar, weil sie sich meistens zwischen Auxiliar- und Gliederzelle einzwängen. Es läßt sich aber doch verfolgen, daß mit dem Fortsatz jeder Auxiliarzelle je eine sporogene Zelle verschmilzt und daß in jene je ein sporogener Kern einwandert, wahrscheinlich in Verbindung mit etwas Plasma.

Wie wir schon bei den Cryptonemien sahen, teilt sich jetzt der sporogene Kern in zwei (*sk* Fig. 449, *3*) und nun beginnt ein eigenartiger Prozeß. Schon zu Anfang der Fusionierung wanderte der Auxiliarkern in die äußerste Ecke (*ak* Fig. 449, *3*) seiner Zelle, tunlichst weit von der Fusionsstelle fort; von den sporogenen Schwesterkernen aber begibt sich einer auf die Wanderung gegen die Spitze der Auxiliarzelle hin (*sk* Fig. 449, *3*, *4*). Auf diesem Wege nehmen seine Dimensionen wohl auf Grund guter Ernährung dauernd zu, während gleichzeitig der in der äußeren Ecke liegende Auxiliarkern (*ak'* Fig. 449, *5*) wesentlich kleiner wird. So resultieren in der Auxiliar- oder besser Fusionszelle drei Kerne, und zwar ein Auxiliarkern in der äußeren, ein kleiner sporogener Kern in der inneren Ecke der Auxiliarzelle und dazu ein großer sporogener Kern in dem oberen Teil der Auxiliarzelle (Fig. 449a, *7*). Durch eine hier etwas schräg gestellte Wand wird nun an der Basis der Fusionszelle eine relativ kleine Fußzelle abgegliedert (Fig. 449, *5 fz*), welche naturgemäß die beiden dort belegenen heterogenen Kerne enthält. Die große, über der Fußzelle entwickelte Zelle beherbergt demnach nur einen sporogenen Kern. Sie ist die Zentralzelle (*cz*). Aus den beiden Zentralzellen entwickeln sich dann durch wiederholte (zum Teil schräge) Teilungen (Fig. 449, *6*) die Sporenhaufen, die hier ihrer Entstehung gemäß als zwei getrennte Ballen in die Erscheinung treten (Fig. 449, *7*, *csp*), während sie bei der nahe verwandten Gattung Seirospora zwei reich verzweigte lockere Fadenbüschel bilden (vgl. SCHMITZ).

Die Übereinstimmung der geschilderten Prozesse mit denjenigen bei Dudresnaya springt in die Augen, besonders in bezug auf die Entstehung

der Zentralzelle und der Fußzelle. Deutlich aber ist auch, daß die sporogene Zelle resp. der sporogene Faden an der Ausbildung der Zentralzelle, äußerlich genommen, einen ungemein geringen Anteil hat. Wand und Plasma derselben entstammen überwiegend der Auxiliarzelle, nur der Kern mit Spuren Plasmas rühren aus dem Sporophyten her, wie bei Gloeosiphonia. Und doch dominieren diese in der Zentralzelle und bedingen die Entwickelung der Karposporen.

Im Anschluß an obigen Bericht besprechen wir noch einige andere Ceramiaceen und bemerken, daß auch Formen, die hier nicht erwähnt werden können, sich dem einen oder anderen Typus unschwer einfügen.

Am weitesten von dem üblichen weichen wohl die Auxiliaren und Karpogone der Gattung Ceramium ab. *Ceramium.*

Die Prokarpien entstehen nach JANCZEWSKI auf der äußeren (konvexen) Seite der bogig gekrümmten Langtriebe und bilden sich aus der großen axilen Zellreihe an Stelle der oben geschilderten Berindungszellen. Eine Tragzelle sitzt der großen Zelle an, aus ihr entspringt eine Auxiliarzelle (Fig. 450, *4*) und zwei Karpogonäste — eine Erscheinung, die auch schon bei den Gloeosiphonien beobachtet wurde. Indes nur der sporogene Faden eines Karpogons entwickelt sich weiter und sorgt für Entstehung eines dichten Karposporenhaufens aus der Auxiliarzelle.

Recht einfach und übersichtlich gestaltet sich nach PHILLIPS die Ausbildung des Prokarps bei Antithamnion, dem sich Crouania, Ballia u. a. anschließen. *Antithamnion.* Der auch hier vierzellige Carpagonast (*cpa*) sitzt der untersten (basalen) Zelle eines Kurztriebzweigleins seitlich an; er ist aufwärts gekrümmt (Fig. 450, *3*). Von einer Auxiliarzelle ist lange nichts zu sehen; erst wenn das Karpogonium befruchtet ist, wächst die Tragzelle des Karpogonastes nach aufwärts aus und schneidet eine große Auxiliarzelle ab, mit welcher dann ein kurzer sporogener Faden fusioniert (Fig. 450, *3*). Die Einzelheiten dieses Prozesses sind unbekannt, dürften aber auch ebensowenig etwas Abnormes bieten, wie die Entwickelung des Sporophyten.

Die prokarpienbildenden Kurztriebe von Antithamnion können isoliert stehen, häufen sich aber bei manchen Arten an den Spitzen größerer Sprosse; dann pflegen diese ihr Wachstum zu sistieren und die Früchte stehen scheinbar terminal.

Die fertilen Sprosse von Ptilota und Plumaria entsprechen in ihrer Stellung *Ptilota.* den alternierend zweizeiligen Kurztrieben, welche den großen Fiederästen opponiert sind (S. 583). Sie stellen Zweiglein dar, welche an ihren Enden dicht gedrängt ca. fünf Äste tragen, die dreizellig sind und mit einem langen Haar endigen (Fig. 450, *2*). Einer von ihnen, von welchem nur die basale Zelle in Fig. 450, *2* wiedergegeben wurde, trägt den vierzelligen Karpogonast (schraffiert) seitlich, fast genau wie Antithamnion (in Fig. 450, *3*) und wie dort stellt auch die Tragzelle des Karpogonastes die Auxiliarmutterzelle dar, aus welcher erst nachträglich die Auxiliarzelle aussproßt.

Der aus der Fusionszelle entspringende Sporophyt schiebt die eigentliche Terminalzelle hier wie in so vielen Fällen bei den Ceramiaceen zur Seite und krönt nun selbst das Ende des Prokarpzweiges.

Ich bin hier den Angaben von PHILLIPS gefolgt, dessen Befunde im allgemeinen zutreffend sein dürften. Danach wäre DAVIS im Unrecht, wenn er Ptilota für apogam erklärte. Er hielt alle die fünf erwähnten, mit Haaren endigenden Zweiglein für funktionslose Karpogonäste.

Nicht für ausgeschlossen halte ich es, daß man einmal hier die Bonnemaisonien einfügen wird. Wir sahen schon, daß diese Formen im vegetativen Aufbau nicht wenige Anklänge an Ptilota usw. zeigen. PHILLIPS gibt eine leider etwas lückenhafte Beschreibung der Prokarpien, welche diese Familie den

Ptiloten ähnlicher erscheinen läßt, als das nach den Angaben von SCHMITZ-HAUPTFLEISCH der Fall ist. Erneute Untersuchungen müssen weiteres Material zur Entscheidung der Frage liefern.

Griffithia. Bei Griffithia, welche bereits NÄGELI, dann JANCZEWSKI, SCHMITZ, SMITH und PHILLIPS untersuchten, stehen die Prokarpien an kurzen, meist dreizelligen Ästen (Fig. 450, *1*). Die Endzelle derselben bleibt bei der weiteren Entwickelung

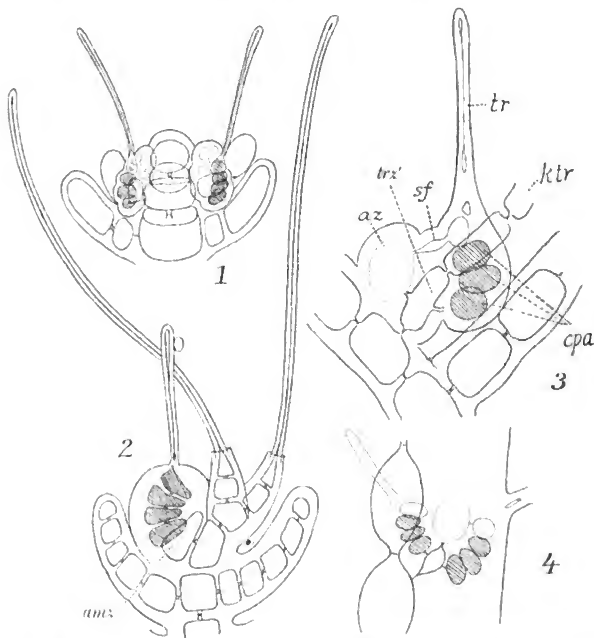


Fig. 450. Prokarpien schematisch n. PHILLIPS. *1 Griffithia corallina. 2 Ptilota plumosa. 3 Antithamnion plumula. 4 Ceramium tenuissimum.* Bezeichnungen wie Fig. 448, 449.

unbeteiligt, die subterminale Zelle aber trägt bei Griffithia corallina nach PHILLIPS u. a. drei Kurztriebe, von denen einer (in der Figur nach hinten gerichtet) nur einzellig ist, während die beiden anderen (rechts und links) (Fig. 450, *1*) zweizellig sind. Die Basalzelle dieser Äste produziert wieder an ihrer unteren resp. äußeren Seite den üblichen vierzelligen Karpogonast (schraffiert) (Fig. 450, *1*), welcher sich derart aufwärts krümmt, daß das Karpogonium selber die Oberseite seiner Tragzelle fast berührt.

Hier wird nun nach der Befruchtung des Karpogons eine Auxiliarzelle entwickelt, und aus ihr gehen nach erfolgter Fusion vorschriftsmäßig die Karposporen hervor.

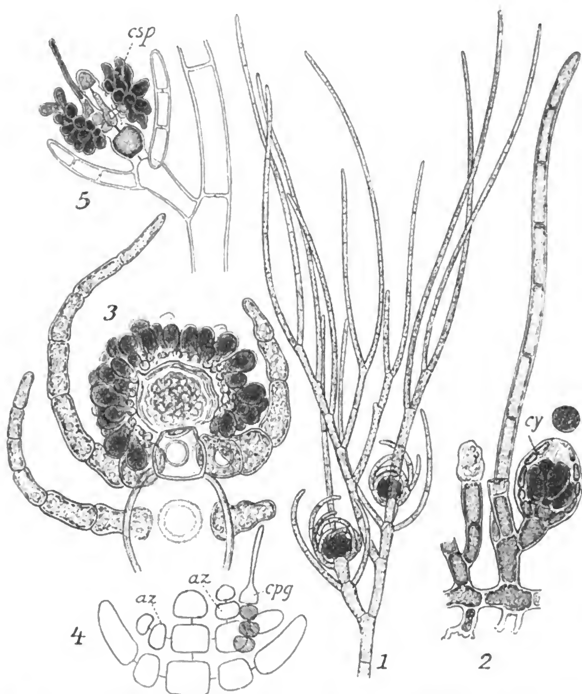


Fig. 451. Cystokarpien und Prokarpien n. BORNET u. NÄGELI. *1 Spermothamnion flabellatum. 2 Lejolisia mediterranea. 3 Sphondylothamnion multifidum. 4 Spermothamnion* (Schema). *5 Spermothamnion (Herpothamnion Naeg.).* Die üblichen Bezeichnungen.

Nach JANCZEWSKI bringt es bei Gr. corallina meistens nur eines der angelegten Karpogone mit seiner Auxiliarzelle zur Bildung von Karposporen, und Griffithia Bornetiana geht in dieser Richtung nach SCHMITZ und SMITH noch einen Schritt weiter, sie entwickelt in dem übrigens mit dem der vorigen Art völlig gleich gebauten Prokarpzweige nur einen Karpogonast und eine Auxiliarzelle. An Stelle des zweiten Prokarpiums der Gr. Bornetiana steht nur ein zweizelliger steriler Zweig.

Fast genau den nämlichen Bau wie der Prokarpast von Gr. Bornetiana hat das schon früh von BORNET beschriebene gleichnamige Organ von Lejolisia (Fig. 451, *2*). Ein unter Berücksichtigung SCHMITZ'scher Angaben konstruiertes Schema würde demjenigen der Fig. 450, *1* entsprechen. Nur bildet sich bei Lejolisia häufig die basale Zelle des sterilen Astes zur Auxiliarzelle aus, obwohl sie keinen Karpogonast trägt (Fig. 451, *4*). Letztere muß dann mit sporogenen Fäden resp. Zellen fusionieren, welche von dem einzigen vorhandenen Karpogon ausgehen. Das ist nicht so schwierig, weil alle Zellen hier sehr nahe beisammen liegen, wie das Fig. 451, *2* zeigt, so nahe, daß die Entzifferung der vorgetragenen Einzelheiten für den Beobachter oft recht schwer wird. Im Schema wurde eben manches aus einander gezogen.

Lejolisia.

Da zwei Auxiliarzellen vorhanden sind, müssen bei Lejolisia auch zwei Karposporenhaufen entstehen, doch ist das hier meistens wenig deutlich, und häufig scheint auch die eine der Auxiliaren untätig zu bleiben. Viel klarer erkennt man das in den alten NÄGELI'schen Figuren von Spermothamnion (Fig. 451, *5*), einer Gattung, die im Aufbau des Prokarps der Lejolisia zweifellos sehr nahe steht.

In anderen Fällen (z. B. bei Sphondylothamnion) verschmelzen die beiden Auxiliaren und liefern eine große placentare Zelle (Fig. 451, *3*), aus deren Oberfläche dann die Sporen hervorsprossen.

Diejenige Zelle des ganzen Prokarpastes, welche unmittelbar unter der die Auxiliarzellen usw. tragenden liegt — meist die dritte von oben —, pflegt bei den eben behandelten Spermothamnien, Griffithien und Bornetien schon vor der Befruchtung des Karpogons einen Wirtel von sechs bis zehn, oft auch mehr Fäden zu bilden, welche nach dem Vollzug des Sexualaktes zu einer mehr oder weniger festen Hülle um die Früchte auswachsen (Fig. 451, *1*, *2*). Bei Lejolisia wird die Hülle zu einem Becher mit Öffnung, aus welchem die reifen Karposporen hervortreten.

Man kann in diesem Falle schlechthin von Cystokarpien reden, allein man wird sich auch hier wieder vergegenwärtigen müssen, daß diese Gebilde, welche z. B. bei Griffithia ein ganzes Zweigsystem einschließen, nicht genau identisch sind mit den Hüllen von Helminthora usw.

Die Hüllen weisen aber schon auf die Rhodomeleen hin, ebenso die dicht zusammengerückten Zellen der Prokarpzweige.

Andererseits liefern auch die Griffithien in willkommener Weise den Schlüssel zum Verständnis des Prokarpastes bei den oben behandelten Callithamnien. Dieser ist leicht verständlich, wenn man annimmt, daß ursprünglich den Griffithien ähnlich an jeder Auxiliarzelle ein Karpogonast entwickelt wurde.

b. Rhodomelaceae.

Die Prokarpien der Rhodomelaceen bestehen wie diejenigen der Ceramiaceen aus einem vierzelligen Karpogonast (*ca* Fig. 452, *5*), welcher der Auxiliarmutterzelle (*amz*) seitlich angeheftet ist, und diese ihrerseits entspringt einer Zelle der axilen Reihe. Das Ganze ist von einer krugartigen Hülle umgeben, welche eine relativ weite Öffnung läßt; die Trichogyne aber tritt nicht aus dieser hervor, sondern wird nach oben herausgestreckt. Das ist möglich, weil die Hülle aus zwei Hälften besteht, wie noch gezeigt werden soll.

BORNET, JANCZEWSKI, PHILLIPS, FALKENBERG und ich haben in erster Linie die zu beschreibenden Vorgänge studiert.

Als Regel kann man zunächst festhalten, daß die Cystokarpien der Rhodomelaceen in Einzahl an der Basis von Kurztrieben entstehen und

zwar entweder an monosiphonen Haartrieben (Fig. 452, *2*) oder an derberen polysiphonen Organen ähnlicher Art (Fig. 452, *3*).

Bei den typischen Polysiphonien werden nur Haartriebe zur Bildung der Prokarpien verwandt, letztere entsprechen demnach in ihrer Anordnung den ersteren, sie entstehen akropetal. Natürlich braucht nicht jeder Haarsproß ein Prokarpium zu tragen; wo aber reichliche Bildung von Sexualorganen statthat, werden doch die meisten von ihnen im fraglichen Sinne benutzt, und es ergibt sich ein Bild wie Fig. 452, *1*.

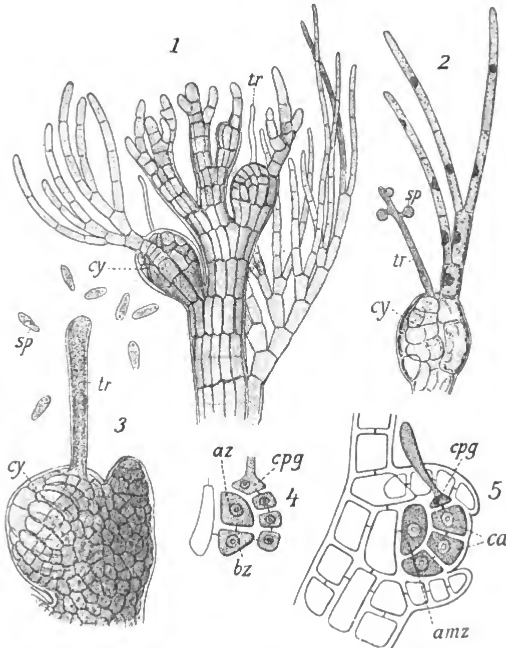


Fig. 452. *1 Polysiphonia nigrescens*; Sproßspitze mit jungen Cystokarpien. Orig. *2 Polysiphonia insidiosa*; Cystokarp n. BORNET. *3 Chondria tenuissima*; desgl. *4. 5* Cystokarpien von *Rhodomela* im Längsschnitt n. FALKENBERG. *cy* Cystokarpien. *ca* Karpogonast. *cpg* Karpogon. *amz* Auxiliarmutterzelle. *az* Auxiliarzelle. *bz* Basalzelle. *tr* Trichogyne. *sp* Spermatien.

Auch Formen, welche im vegetativen Aufbau stark von Polysiphonia abweichen, können doch ganz ähnliche Fruchtäste erzeugen; solche bedeuten einen Rückschlag unter der (zweifellos richtigen) Voraussetzung, daß sich Amansieen, Pollexfenieen usw. von Polysiphonia herleiten.

Amansia und Vidalia z. B. lassen ihre Prokarpien aus den in dorsaler Reihe (S. 632) stehenden Haartrieben hervorgehen (Fig. 453, *2*), Pollexfenia entwickelt aus der Laubfläche dort, wo sonst nur Andeutungen von Kurztrieben gegeben sind (Fig. 393 S. 625), radiär gebaute Sprößchen vom Charakter einer Polysiphonia (Fig. 453, *1*), Placophora entsendet ganz ähnliche Gebilde aus dem Rande seiner kriechenden Krusten usw.

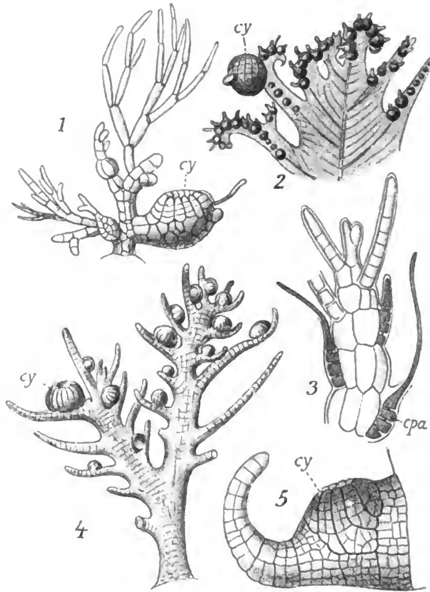


Fig. 453. *Rhodomeleen*-Fruchtsprosse n. Falkenberg. *1 Pollexfenia.* *2 Vidalia.* *3 Dasya.* *4*, *5 Odonthalia.* *cy* Cystokarpien. *cpa* Karpogonast.

Lenormandia verwendet adventive Randsprößchen ganz ähnlich.

Doch nicht überall sind, wie gesagt, die Haarsprosse beteiligt. Rhodomela hat zwar zahlreiche „Haare" in ihren oberen Regionen, Falkenberg betont aber, daß die Früchte, welche hier ziemlich tief unten an den Langtrieben stehen, trotzdem nicht aus jenen, sondern aus polysiphonen Sprossen hervorgehen, und in letzterer Beziehung ähnlich verhält sich Odonthalia, von der allerdings keine Haartriebe bekannt sind. Die Früchte sitzen hier (Fig. 453, *4*) auf verzweigten „Adventivästchen", und jeder polysiphone Kurztrieb der letzteren trägt an seiner Basis ein Cystokarp (Fig. 453, *5*.

Auch bei Euzoniella sitzt je eine Frucht an der Basis eines Phyllocladiums (Fig. 454, *1*), die Entwickelungsgeschichte zeigt freilich, daß hier ein monosiphoner Strahl der „Flosse“ (Fig. 454, *2*) der Ursprungsort für das Cystokarp ist.

Das Cystokarpium, welches bei Cliftonaea (Fig. 454, *5*) an der Basis der dorsalen Kurztriebe sitzt, entspricht nach FALKENBERG einem polysiphonen Sproß, obwohl oben am Kurztriebe Haarsprosse entwickelt werden.

Leveillea endlich treibt an der Basis seiner Phyllokladien endogen ein Sprößchen hervor (Fig. 454, *3*), welches die Frucht trägt.

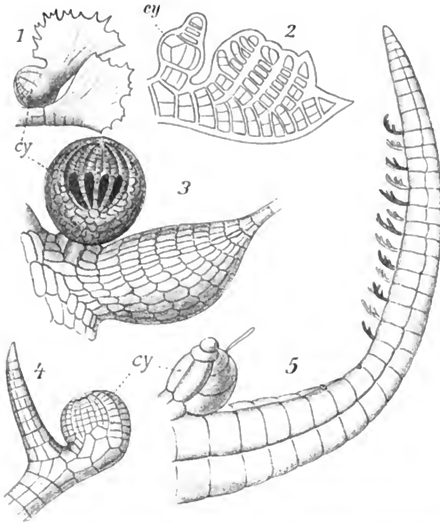


Fig. 454. *Rhodomeleen*-Fruchtäste n. FALKENBERG. *1, 2 Euzoniella adiantiformis;* älteres und jüngeres Stadium. *3 Leveillea jungermannioides.* *4 Dipterosiphonia heteroclada.* *5 Cliftonaea pectinata.* *cy* Cystokarp.

Ob man Leveillea mit den übrigen Gattungen in Parallele stellen darf, mag vorläufig dahingestellt sein, alle anderen oben erwähnten Gattungen haben ganz unverkennbar die Stellung der Cystokarpien an der Basis von Kurztrieben gemein, wie bereits angedeutet wurde. Da wir auf S. 609 die Meinung vertreten haben, daß die verschiedenen Sprosse der Rhodomelaceen homolog seien, hat es für uns nichts Überraschendes, daß die Tragsprosse der Früchte bald mono-, bald polysiphon sind. Für FALKENBERG und diejenigen Autoren, welche unsere Haarsprosse für Blätter erklären, hat aber der eben mitgeteilte Befund eine gewisse Schwierigkeit, und sie sprechen in Konsequenz ihrer Auffassung davon, daß bei gewissen

Rhodomelaceen die Fortpflanzungsorgane auf Blättern, bei anderen auf Sprossen entstehen. Die von mir vorgetragene Meinung scheint mir nicht bloß für die Antheridienstände, sondern auch für die Prokarpien die einfachere zu sein, sie enthebt uns auch der Notwendigkeit, Fälle, wie z. B. den in Fig. 454, *4* abgebildeten, zu diskutieren. Hier ist nicht ohne weiteres klar, ob man es mit einem „blatt"-bürtigen oder „sproß"-bürtigen Cystokarp zu tun hat, da die Spitze der fraglichen Organe nicht entwickelt ist. Falkenberg schließt durch Vergleich auf das erstere. Mir scheint es nicht von besonderer Wichtigkeit, im speziellen Falle zu wissen, ob die eine oder die andere Sproßform vorliegt.

Die oben gegebene Regel, daß ein Cystokarp nur auf der Basis eines Sprosses gebildet werde, ist aber durchbrochen bei Dasyeen und Bostrychieen. Hier kann jedes Segment eines Sprosses (Fig. 453, *3*) ein Prokarp produzieren, das zudem vor der Befruchtung noch nackt ist.

Die Prokarpien entstehen dort, wo sie sich an Kurztrieben entwickeln, fast immer aus dem zweituntersten Segmente des betreffenden Sprosses, und hier wie bei Dasyen und Bostrychien ist es nur ein einziges Segment, welches diesen Organen den Ursprung gibt; recht selten werden nach Falkenberg deren mehrere in Anspruch genommen.

Das fertile Segment, mag es stehen wo es will, zerfällt in eine axile Zelle und fünf Perizentralen, auch dann, wenn die benachbarten Sproßabschnitte andere Zahlen aufweisen. Eine der fünf Perizentralen wird alsdann durch eine Längswand zerlegt, welche periklin ist (Fig. 455, *2*); sie schafft eine äußere (*cpa*) und eine innere (*amz*) Zelle. Erstere bildet durch wiederholte Querteilungen den vierzelligen Karpogonast, letztere ist die Auxiliarmutterzelle (*amz* Fig. 455, *3*). Sie gliedert an ihrer Basis nach abwärts eine Zelle ab und ebenso eine zweite nach der einen Flanke hin. Beide Zellen können sich weiter teilen (*stz* Fig. 455, *4*). Die Funktion jener Zellen ist unklar, jedenfalls haben sie mit der Fortpflanzung nichts zu tun und mögen mit Phillips als sterile Zellen bezeichnet werden. Nach diesem Autor können sie sich noch wiederholt teilen, ja zu relativ großen Büscheln (vielfach erst nach der Befruchtung des Karpogoniums) auswachsen. Phillips glaubt, daß sie bei allen Rhodomeleen vorhanden sind, Falkenberg konnte sie zwar häufig, aber nicht immer auffinden.

Sehr bald nachdem das Spermatium mit der Trichogyne vereinigt ist, wird wie bei den Ceramiaceen die Auxiliarzelle entwickelt, indem die Auxiliarmutterzelle durch eine Querwand zerlegt wird. Die obere Zelle ist die Auxiliare, die untere mag den Namen Tragzelle (*trz* Fig. 455) weiter führen. An letzterer hängen natürlich alle fertilen und sterilen Fäden resp. Ästchen. Falkenberg macht darauf aufmerksam, daß der Auxiliarzelle genau dieselbe Stellung zukomme wie der Mutterzelle der Tetrasporen.

Die geschilderten Vorgänge, sowie auch die Weiterentwickelung des Prokarpiums lassen sich besonders leicht an Dasya verfolgen, weil hier die Hülle erst relativ spät gebildet wird. Fig. 455, *5* zeigt wie die Zellen orientiert sind. Die Tragzelle führt außer dem Karpogonast zwei zweizellige sterile Ästchen, die in den Figuren nur zum Teil wiedergegeben wurden.

In der erwähnten Abbildung ist die Befruchtung der Eizelle gerade vollendet, die Auxiliarzelle schon länger abgegliedert. Jetzt wird von der befruchteten Eizelle ein Zellchen seitlich abgeschnitten, und dieses vereinigt sich mit der Auxiliarzelle etwa in deren Mitte (Fig. 455, *6*). Der Prozeß verläuft fast genau so wie die sekundäre Tüpfelbildung an den vegetativen Teilen; das hatte zum Teil schon Falkenberg erkannt.

Die kleine Zelle ist die sporogene; sie enthält einen Kern, dieser tritt in die Auxiliarzelle über, und nun spielen sich bei Dasya fast dieselben Vorgänge ab wie bei Callithamnion. Auch hier kommt es in gleicher Weise wie dort zur Wanderung der sporogenen Kerne, zur Verdrängung des Auxiliarkernes (Fig. 455, 7) und dann zur Abgliederung einer Fußzelle,

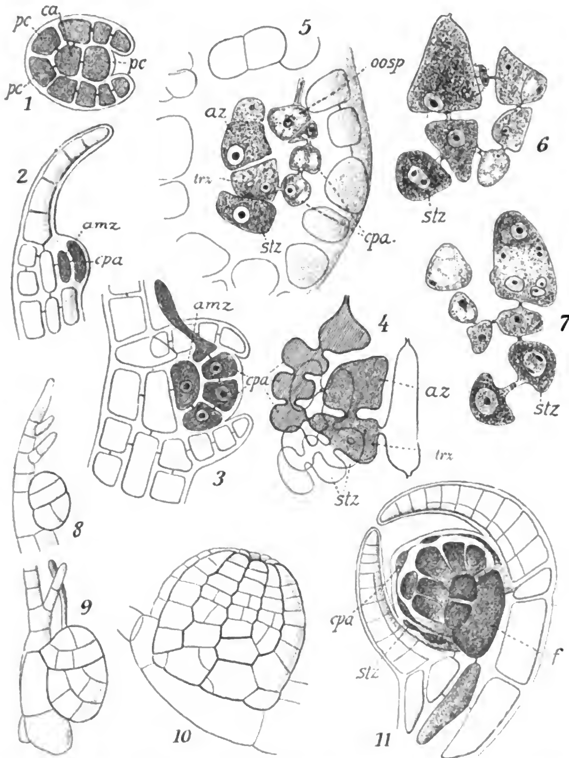


Fig. 455. Cystokarp der *Rhodomeleen* n. FALKENBERG, PHILLIPS u. OLTMANNS. *1 Polysiphonia sertularioides*; Querschnitt durch einen jungen, fertilen Sproß. *2—4 Rhodomela subfusca*; Entwickelung des Karpogonastes usw. *5—7 Dasya*; Prokarp; Fusionierung der sporogenen Zelle mit der Auxiliarzelle usw. *8—10 Polysiphonia sertularioides*; Entwickelung der Cystokarpwand. *11* dieselbe; halbreifes Cystokarp. *stz* sterile Zellen. *f* Fusionszelle. Die anderen Bezeichnungen wie üblich.

welche einen sporogenen und einen, meistens aber zwei Auxiliarkerne enthält. In Verbindung damit entsteht natürlich auch eine Zentralzelle, von welcher dann weiterhin die Karposporenbildung ausgeht.

Die Vorgänge werden sich bei den meisten Rhodomelaceen in ähnlicher Weise abspielen; sie unterscheiden sich nach dem Gesagten von denen bei Callithamnion nur dadurch, daß von der Bildung eines sporogenen Fadens völlig Abstand genommen ist; die Reduktion des Sporophyten ist also hier noch viel weiter gegangen.

Aus der Zentralzelle geht ein Büschel kurzer sporogener Fäden hervor, die sich reichlich verzweigen und an ihren Enden Karposporen bilden (Fig. 455, *11*). Falkenberg unterscheidet hier zwei Typen. Bei den Dasyeen und ihren Verwandten ist der Aufbau der sporogenen Fäden monopodial, bei den übrigen Rhodomelaceen ist er sympodial.

Wenn die Karposporen zu reifen beginnen, treten, besonders bei den Chondrien, Zellfusionierungen in die Erscheinung. So können sich unter Auflösung der trennenden Wände Zentralzelle, Fußzelle, event. auch Tragzelle usw. mit einander vereinigen (*f* Fig. 455, *11*), eine Erscheinung, der wir unten noch häufiger Erwähnung zu tun haben werden.

Die Hülle, welche die Prokarpien der Rhodomelaceen umgibt, nimmt ihren Ursprung aus den beiden Perizentralen, welche dem jungen Prokarpaste rechts und links anliegen, wie das ein Querschnitt an geeigneter Stelle (Fig. 455, *1*) am einfachsten ergibt. Betrachtung von der Seite (Fig. 455, *8*) zeigt, daß die fraglichen Perizentralen zunächst durch eine Querwand in zwei Hälften zerlegt werden, welche sich dann weiter gliedern (Fig. 445, *8*, *9*); und sehr bald kann man mit Falkenberg nicht mehr darüber in Zweifel sein, daß man die ganze Masse als Fäden aufzufassen hat, welche sich, mit einander kongenital verwachsen, durch eine Scheitelzelle verlängern (Fig. 455, *10*).

Bis zum Beginn des Befruchtungsvorganges ist die Hülle einschichtig (Fig. 455, *3*) und besteht, worauf Falkenberg richtig hinweist, ihrer Entwickelung gemäß aus zwei Klappen, wie Muschelschalen. Später, mit Beginn der Befruchtung, schließen die beiden Hälften fest zu einem Becher zusammen, wachsen noch erheblich und werden mehrschichtig.

Letzteres geschieht durch perikline (Fig. 455, *11*) Teilungen, welche, von unten her beginnend, in den Zellreihen, die wir als Fäden betrachteten. auftreten. Die inneren, so entstandenen Zellen teilen sich nicht weiter, die äußeren dagegen werden durch eine radiale Längswand zerlegt, so daß nunmehr an Stelle jedes ursprünglich einreihigen Fadens ein anderer vorhanden ist, welcher auf seiner Innenseite aus einer, auf seiner Außenseite aus zwei Zellreihen besteht; solches Gebilde kann man dann auffassen als Polysiphoniasproß, der nur einseitig Perizentralen bildet. Die parallel laufenden Zellreihen werden durch sekundäre Tüpfel verknüpft, und damit hat es dann bei den Formen sein Bewenden, welche ihre vegetativen Teile nicht berinden, bei anderen Arten und Gattungen aber erstreckt sich die Berindung auch auf die Fruchthüllen, indem an diesen die Außenzellen sich noch weiter teilen. Durch besonders starke Entwickelung der Cystokarpwandung zeichnen sich u. a. die Chondrien (Fig. 452, *3*) und deren Verwandte aus.

Phillips glaubte auf der Innenseite der Hülle noch besondere Fäden gefunden zu haben, Falkenberg zeigt aber, daß diese nichts anderes sind als die inneren Zellreihen, welche aus der ersten Längsteilung in der Wand resultieren.

Die sterilen Zellen, welche der Tragzelle ansitzen, spielen bei dem Karposporenbildungsprozeß ebensowenig eine Rolle wie bei der Wandbildung des Cystokarps; sie werden vielfach zusammen mit dem Karpogonast vom wachsenden Sporophyten zerdrückt, wie das in Fig. 455, *11* erkennbar ist. In manchen Fällen aber (Chondria usw.) bleiben sie nicht bloß bestehen, sondern wachsen auch zu einem mehr oder weniger ausgedehnten Fadensystem heran, das sich zwischen die Karposporenmasse und die Cystokarpwand einschiebt.

c. Delesseriaceae.

In der Gruppe der Delesserieen sitzen die Prokarpien meistens in besonderen Fruchtsprößchen; diese entstehen bei Delesseria sanguinea (Hydrolapathum) neben vegetativen Verjüngungssprossen an der persistierenden Mittelrippe der blattartigen Sprosse bisweilen zu einer Zeit, wo noch die ganze Laubfläche vorhanden ist, häufiger nach der Zerstörung derselben (Fig. 456, *1*). Die Fruchtsprosse sind an der Rippe auf beiden Seiten des Laubes, rechts und links von der Mediane, in zwei Reihen geordnet.

Nach Phillips, welcher die Dinge studierte und damit einige Angaben von Schmitz-Hauptfleisch korrigierte, gleicht das Prokarpium der Delesseriaceen völlig dem der Rhodomelaceen. Mit der axilen Zellreihe ist die Tragzelle verknüpft und an dieser hängt der übliche vierzellige Karpogonast (Fig. 455, *3*). In dem nur wenige Millimeter langen Fruchtsproß der Del. sanguinea trägt mit Ausnahme der obersten und untersten jede axile Zelle ein Paar Prokarpien. Diese Paare stehen, wenn man den Sproß von der Fläche betrachtet, abwechselnd rechts und links von der Achse; in der Abbildung 456, *3* konnte nur ein Prokarpium eines Paares gezeichnet werden, weil das zweite durch das erste verdeckt ist, denn es liegt der anderen (in der Abbildung hinteren) Fläche des Sprosses zugekehrt. Fig. 456, *2* dagegen zeigt einen Fruchtsproß von der Kante, in ihr sind die dem Beschauer zugekehrten Prokarppaare dunkel, die abgekehrten heller gehalten.

Wie viele von den zahlreichen Trichogynen, die kaum über die Oberfläche des Thallus herausgestreckt werden, der Befruchtung unterliegen, ist nicht ganz klar, dagegen ist es Regel, daß sich nur ein Prokarpium zur Frucht entwickelt.

Nach der Befruchtung der Trichogyne wird in bekannter Weise die Auxiliarzelle gebildet und aus ihr entwickeln sich ebenfalls „nach Vorschrift" die sporogenen Fäden (Fig. 456, *4 sf*). Aus der Tragzelle wachsen wieder sterile Büschel (*stz*) hervor, und endlich beginnen die vegetativen Zellen in der Nähe des Prokarpiums sich zu teilen. Damit entsteht um den Sporophyten eine derbe Hülle, welche nur in der Mitte einen engen Porus offen läßt, aus dem später die Karposporen ausschlüpfen können (Fig. 456, *4*). Die Masse der sporogenen Fäden resp. der Karposporen erscheint auf älteren Entwickelungsstufen strahlig gelappt (Fig. 456, *6*), und infolge der massigen Entwickelung der Cystokarpwand gewinnen die ganzen Fruchtsprosse das in Fig. 456, *5* wiedergegebene Aussehen.

Andere Delesseria-Arten verhalten sich ähnlich, doch ist die Verteilung der Fruchtsprosse oft eine andere und es können auch (z. B. bei Del. alata) gelegentlich Prokarpien auf den Hauptsprossen selbst entstehen.

Am weitesten weicht Del. sinuosa ab, denn hier sind die Prokarpien nicht an eine Rippe resp. an eine axile Zellreihe gebunden, sondern sie treten an beliebigen, oft nur einschichtigen Stellen des Thallus auf. Auch

das scheint mir (vgl. oben S. 594) eine Annäherung dieser Art an die Nitophylleen zu bedingen.

In dieser Gruppe ist von Rippenbildung bekanntlich nichts oder nur wenig zu verspüren und so ist der Ort für die Prokarpbildung im voraus kaum bestimmt, die Früchte treten scheinbar regellos auf. Dort aber, wo sie gebildet werden, wird der Thallus mehrschichtig, es kommt eine axile Zellreihe zum Vorschein (Fig. 457, *1*) und dieser ist das ganze Prokarp mit

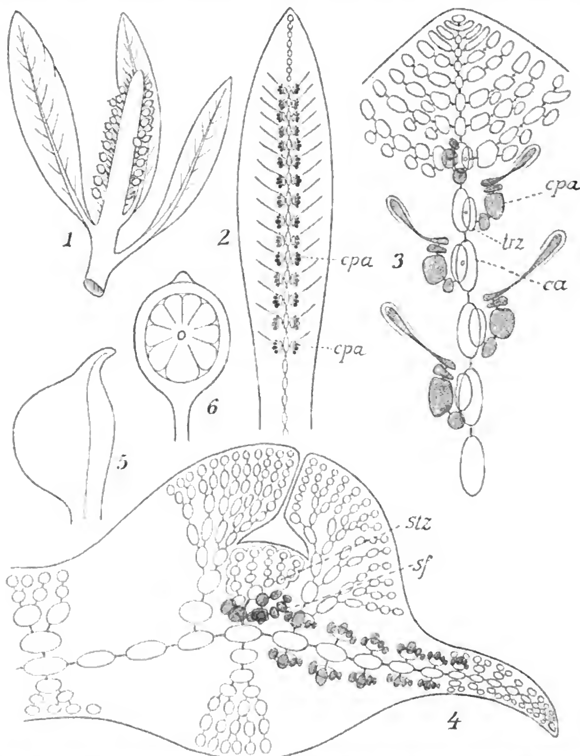


Fig. 456. *Delesseria sanguinea* n. PHILLIPS. *1* Zweig mit Fruchtsprößchen. *2* Fruchtsproß (jung) von der Kante gesehen. *3* ders. von der Fläche. *4* Längsschnitt eines jungen Cystokarps. *5* Fruchtsproß (alt) von der Seite. *6* ders. von der Fläche. *stz* sterile Zellen. *sf* sporogene Fäden. *trz* Tragzelle. *ca* zentrale Achse. *cpa* Karpogonast.

Hilfe der Auxiliarmutterzelle angeheftet. In einem Sproßabschnitte pflegt nur ein Paar von Prokarpien zu entstehen (Fig. 457, *1*), und nur eins der letzteren entwickelt sich ebenso wie dasjenige der Delesserien. So entstehen denn, auf dem dünnen Laub unregelmäßig verteilt, relativ große warzige oder pustelartige Cystokarpien (Fig. 457, *2*), die als solche leicht in die Augen springen.

Bei Nitophyllum kommen Verschmelzungen der Zentralzelle mit den Nachbarn zu einer Placenta vor. Für diese Gattung wird auch angegeben, daß sich die Cystokarpien an ihrer Basis erweitern. Von den Prokarpien (Fig. 457, *1*) beginnend wird nämlich der Thallus über eine ziemlich große Kreisfläche hin mehrschichtig und wenn nun der Sporophyt sich vergrößert, treibt er das Gewebe zwischen der mittleren und der peripheren Lage auseinander (vgl. Fig. 457, 2).

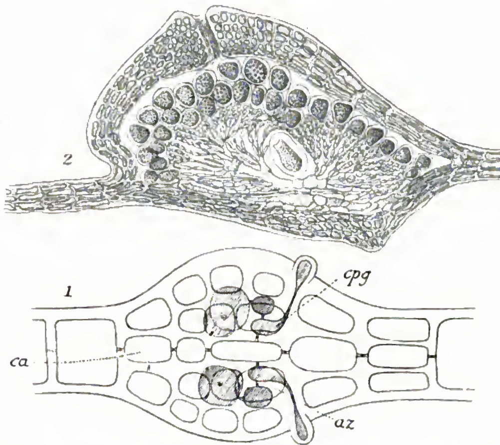


Fig. 457. *1 Nitophyllum laceratum;* Thallus quer. Schema der Prokarpien n. Phillips. *2 Nitophyllum (Schizoglossum).* Cystokarp im Querschnitt des Thallus n. Kützing. *cpg* Karpogon. *az* Auxiliarzelle. *ca* axile Zellreihe.

An Details sei noch erwähnt, daß Nit. Hilliae nach Phillips zwei Karpogonäste an einer Auxiliarzelle führt wie Ceramium, und ferner, daß Grinellia nach Brannon einen nur dreizelligen Karpogonast besitzt, welcher event. eine verzweigte Trichogyne trägt. Letzteres bedarf wohl erneuter Prüfung, ebenso wie die Angabe, daß eine axile Zelle als Auxiliarzelle fungiere. Die Angaben Brannon's sind nicht ganz klar, weil der Autor einige Zellen als Auxiliarzellen bezeichnet, welche sicher keine Fusionierung mit sporogenen Zellen eingehen.

Die bislang behandelten Gruppen sind die bestuntersuchten, und es ist nicht schwer, sie nach dem Verhalten des Sporophyten, der Auxiliarzellen und event. nach der Hüllbildung in eine Reihe anzuordnen; nicht wenige Florideenfamilien fügen sich aber dieser einfachen Reihe, resp. den drei großen Gruppen, die wir bildeten, nicht oder doch nicht leicht ein. Das sind in erster Linie die Familien, welche SCHMITZ als Gigartinales und zum Teil als Rhodymeniales zusammenfaßte. Sie sind weit weniger gut untersucht, speziell das Verhalten der sporogenen Zelle, der Auxiliarkerne usw. ist kaum in einem Falle bekannt. Damit mag es gerechtfertigt werden, wenn wir die fraglichen Familien kürzer behandeln.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, ja sogar für wahrscheinlich, daß die Gruppen, welche SCHMITZ unter obiger Bezeichnung vereinigte, nicht so nahe zusammengehören, wie unser Autor glaubte; wir werden noch sehen, daß sie sich in puncto Auxiliarzelle und in manchen anderen Dingen recht verschieden verhalten. Allein ich halte es für unzweckmäßig, auf Grund dieser allgemeinen Erkenntnis sofort eine tiefgreifende Umstellung der alten Gruppen vorzunehmen, ehe nach den verschiedensten Richtungen gründlichere Untersuchungen vorliegen, die freilich um so mehr zu wünschen wären, als wir vielfach hier auf die äußerst kurzen und deshalb oft schwer verständlichen Angaben in Diagnosenform bei SCHMITZ-HAUPTFLEISCH angewiesen sind.

Nur die SCHMITZ'schen Rhodymeniales vermag ich in dem vollen Umfange nicht beizubehalten, wie sie der Autor aufstellte; ich glaube, man muß schon jetzt die Delesseriaceen, Ceramiaceen und Rhodomelaceen zu einer besonderen Gruppe vereinigen, wie es oben geschah, und dieser die Rhodymeniales im engeren Sinne gegenüberstellen (s. unten).

4. Gigartinales.

Die Fruchtbildung der Gigartinaceen scheint mir am leichtesten verständ-*Harveyella.* lich zu werden, wenn wir von Harveyella ausgehen. Diese parasitische Form entspricht zwar kaum dem eigentlichen Typus der in Rede stehenden Familie, sie wurde von SCHMITZ sogar zu den Gelidiaceen gezählt, allein sie ist fast die einzige Form, von welcher wir durch STURCH eingehender unterrichtet sind, über die anderen hierher gehörigen Gattungen liegen nur kurze Angaben vor.

Harveyella bildet, wie im Kapitel über Parasiten noch zu berichten sein wird, Polster mit annähernd radiär verlaufenden Fäden (Fig. 458). Eine Anzahl derselben trägt Prokarpien, die im wesentlichen nach dem Schema der Ceramio-Rhodomeleen zusammengesetzt sind (Fig. 459, *1*), doch finde ich keine Angabe darüber, ob die untere Hälfte der Tragzelle (*az*), an welcher sterile und fertile Äste inseriert sind, durch eine Querwand abgegliedert wird.

Nach der Befruchtung vereinigt sich ein kurzer, sporogener Faden mit dem oberen Ende der Auxiliarzelle und dieses wird dann als Zentralzelle (Fig. 459, *2*) abgeschnitten, während der untere Teil mit den sterilen Zellen fusioniert (Fig. 459, *2*).

Nur ein Prokarpium von den zahlreich angelegten entwickelt sich weiter, aus seiner Zentralzelle wachsen viele sporogene Fäden nach allen Richtungen annähernd parallel zur Oberfläche des Polsters zwischen dem Gewebe desselben hindurch und entsenden dann nach auswärts verästelte Zweiglein, welche die Karposporen produzieren. Für diese ist dadurch Platz geschaffen, daß die radiären Fäden des Polsters in den Regionen, welche der Innenrinde entsprechen mögen, sich seitlich von einander lösen und sich gleichzeitig strecken, während die Außenrinde unter vermehrtem Wachstum fester zusammenschließt, wie wir das ähnlich schon für Gelidium konstatierten (S. 687, 688).

Die Prokarpien der typischen Gigartineen zeigen zwar in der Zellenzahl des Karpogonastes (meist nur drei) und auch sonst mancherlei kleine Abweichungen *Gigartineen.*

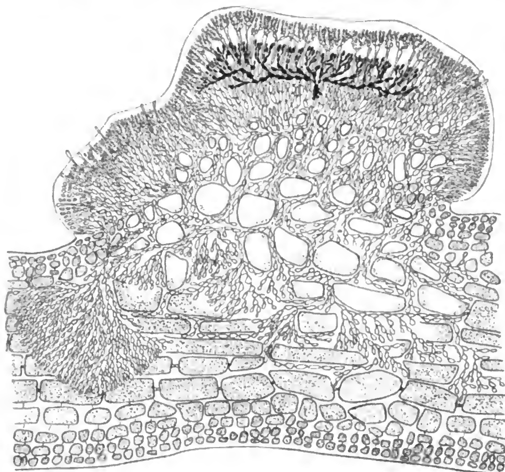


Fig. 458. *Harveyella mirabilis* n. STURCH. Die Pflanze parasitiert auf *Rhodomela*. Der Sporophyt ist schwarz gehalten.

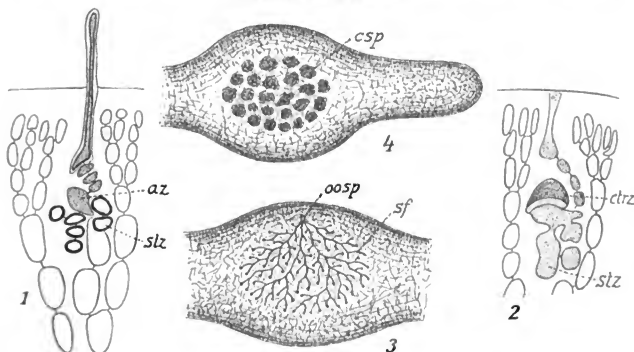


Fig. 459. *1*, *2 Harveyella mirabilis;* Prokarpien, vor der Befruchtung resp. nach Bildung der Zentralzelle n. STURCH. *3 Gigartina:* Querschnitt des fertilen Sproßstückes; Schema für die Verteilung der sporogenen Fäden, *4* dies., reife Karposporen im fertilen Sproß n. LÜRSSEN.

von Harveyella, im übrigen aber dürften sie, soweit die Untersuchungen reichen, mit dieser Gattung übereinstimmen. Wie dort sitzen sie etwa an der Grenze von Außen- und Innenrinde einem radiären Rindenfaden seitlich an. Die Befruchtungs- und Fusionierungsprozesse sind, mit Ausnahme von Stenogramme, an der Johnson den primären sporogenen Faden sah, im einzelnen nicht bekannt. Aus der Auxiliar- resp. Fusionszelle entspringen aber wiederum lange, sporogene Fäden, welche sich unter reichlicher Verzweigung in der Innenrinde und auch im Zentralkörper des fertilen Sprosses ausbreiten (Fig. 459, *3*). Das Gewebe des letzteren wird dabei aufgelockert und die Karposporen erscheinen endlich in mehr oder weniger großen Gruppen, die als dunkelrote Massen dem fädigen, farblosen, sterilen Gewebe eingelagert sind (Fig. 459, *4*), ein Bild, das namentlich für Chondrus, Gigartina, Phyllophora u. a. charakteristisch ist. Die Gruppierung der Sporen kommt nach Schmitz dadurch zustande, daß die sporogenen Fäden in mehrere kurze Ästchen ausgehen, deren Endzellen sich nebst den darunter liegenden Gliederzellen in Karposporen umwandeln.

Bei Gigartina wachsen die sporogenen Fäden einfach durch das vegetative Gewebe hindurch, und bei Stenogramme trägt dieses unter Absterben zur Ernährung derselben bei; bei Chondrus aber werden die sporogenen Fäden nach Schmitz mit vegetativen Zellen durch Tüpfel mehrfach verbunden und bei Mychodea geht diese „Vertüpfelung" noch weiter. Kurzgliederige Seitensprosse der sporogenen Fäden wachsen an den Zellen des sterilen Gewebes entlang, verbinden sich mit diesen durch Tüpfel und schreiten dann erst zur Ausbildung einer Sporengruppe.

Die ganze Masse der Karposporen wird bei manchen Gattungen (Iridaea, Gigartina u. a.) durch eine „Faserschicht" umhüllt, d. h. durch Hyphen, welche mit einander verflochten gleichsam eine sekundäre Cystokarpwand bilden.

Die Früchte der Gigartinaceen entstehen bei vielen Gattungen (Chondrus, Iridaea u. a.) an beliebigen Stellen des Thallus, bei anderen dagegen (Gigartina, Phyllophora usw.) sind ihnen besondere warzen- oder zitzenähnliche Bildungen (Fig. 331 S. 547) teils am Rande, teils auf der Fläche der Sprosse angewiesen. Bei Stenogramme ist es nach Johnson ein mittelrippenartiger dickerer Streifen des Thallus. In der Regel dürften zunächst zahlreiche Prokarpien vorhanden sein; die meisten gehen indes wie bei Delesseria zugrunde. Ob aber ein erwachsenes Cystokarpium sich stets von einem oder gelegentlich auch von einigen Prokarpien herleitet, entzieht sich meiner Kenntnis.

Überall müssen die Rindenschichten dort emporgewölbt und event. vermehrt werden, wo ein Cystokarp entsteht, und es bildet sich meistens auf dem Scheitel der Vorwölbung ein Porus, der späterhin die Sporen entläßt. Bisweilen werden nach Schmitz-Hauptfleisch auch mehrere Poren entwickelt.

Die Vorgänge bei diesen Formen erinnern ganz bedeutend an Dermonema, sowie an die Chaetangiaceen, und doch ist in der Anwesenheit der Auxiliarzelle ein scharfer Unterschied gegeben. Dort gehen die sporogenen Fäden direkt von der Eizelle aus, hier aber entsprossen sie einer regelrecht entwickelten Auxiliarzelle. Damit aber nähern sich die Gigartinaceen zweifellos der Ceramiaceenreihe und der Unterschied zwischen beiden Gruppen bestände in einer starken Entwickelung des Sporophyten auf der einen, in einer Reduktion desselben auf der anderen Seite. Wie weit in diesen Tatbeständen direkte Verwandtschaftsbeziehungen zum Ausdruck kommen, ist momentan kaum zu sagen. Wer solche betont, darf aber auf der anderen Seite nicht verschweigen, daß ein ziemlich einfacher Weg von den Chaetangiaceen (S. 687) zu den Gigartinen hinüberführt, nämlich durch Vermittelung der Wrangeliaceen, einer Familie, zu der ich Wrangelia, Naccaria und Atractophora zähle. Wie schon S. 688 erwähnt, vereinigt Schmitz diese direkt mit den Gelidiaceen, ich ziehe eine Trennung vor, weil bei den letztgenannten Formen Auxiliarzellen auftreten, die den Gelidieen fehlen.

Wrangelia besitzt besondere Sexualsprosse, das sind vorschriftsmäßig (S. 579) entwickelte Kurztriebe, deren untere Regionen normal gebaut sind, während die oberen gestaucht erscheinen (Fig. 460, *3*). Oben sind nämlich die Gliederzellen des fraglichen Sprosses ganz kurz und die Berindung bleibt aus, weil die haarartigen Wirteläste sich an ihrer Basis ganz berühren. In dieser gestauchten Region entwickeln sich die Prokarpien auf dem jeweils ältesten Gliede eines Wirtels, und zwar fruchten eine Anzahl der mittleren Quirle. *Wrangeliaceen.*

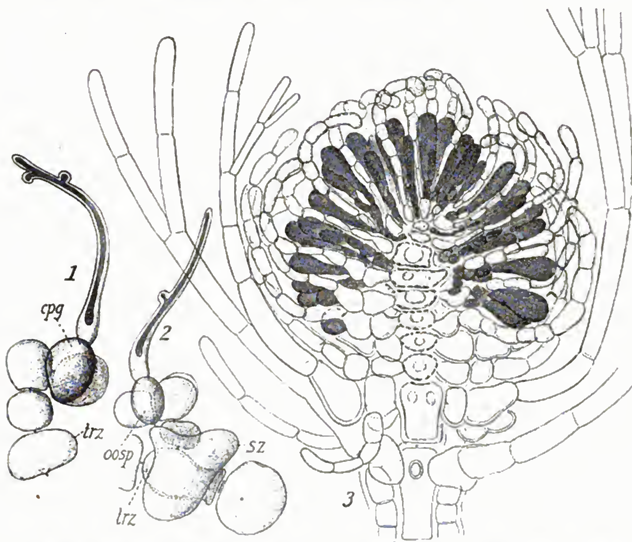


Fig. 460. *Wrangelia* n. Zerlang u. Bornet. *1* Karpogonast (jung). *2* ders. einige Zeit nach der Befruchtung. *cpg* Karpogon. *oosp* Oospore. *sz* sporogene Zelle. *trz* Tragzelle. *3* Sexualsproß; der Sporophyt ist dunkel gehalten.

Die vierzelligen, eigenartig gekrümmten Karpogonäste sitzen einer Tragzelle (*trz* Fig. 460, *1*) auf. Die Oospore treibt eine große lappige Zelle (*sz* Fig. 460, *2*), die sich nach Zerlang durch einen Tüpfel mit der Tragzelle des Karpogonastes (*trz*) verbindet. Die Lappenzelle bildet alsdann das Zentrum (die sporogene Zelle), von welcher zahlreiche Fäden ausgehen, um sich zwischen die Basalzellen der Wirteläste einzuzwängen; sie treten sogar mit einigen derselben durch Tüpfel in Verbindung. Mit der Zeit umspinnen dann die Sporogene die ganze Hauptachse des gestauchten Sexualsprosses (Fig. 460, *3*) und bringen endlich zwischen den haarigen Wirtelästen zahlreiche Karposporen hervor. Obwohl ziemlich viele Karpogonäste angelegt werden, kommt nur einer zur Entwickelung. Alle Karposporen eines Zweigleins entstammen diesem.

Die beiden anderen Gattungen stimmen mit Wrangelia insofern überein, als auch hier sporogene Fäden die Achse der fertilen Sprosse lokal umwachsen, die Prokarpien aber sind ein wenig verschieden. Atractophora bildet aus der Tragzelle (gleichzeitig Auxiliarzelle) sterile Fäden ähnlich denjenigen bei Rhodomeleen, Delesserien usw. Später fusionieren dieselben mit der Auxiliarzelle, wie bei Harveyella, und nach Einführung einer sporogenen Zelle entsendet die große Fusionszelle sporogene Fäden.

Bei Naccaria ist die Auxiliarzelle nicht deutlich erkennbar, aber auch hier entsteht aus sporogener Zelle, sterilen Fäden usw. eine Fusionszelle, die sporogene Fäden produziert. Allen drei Gattungen gemeinsam ist also, abgesehen vom Verhalten der sporogenen Fäden, die Bildung einer größeren Zentralzelle, von welcher dann erst die sporogenen Fäden ausgehen. Das erinnert an Dudresnaya und kann als Übergang von Dermonema zu dieser gedeutet werden. Andererseits scheint mir die Annahme möglich, daß erst in der fraglichen Gruppe sich eine typische Auxiliarzelle herausgebildet habe, denn bei Wrangelia sehen wir eine leichte Verkettung durch einen für Kerne usw. überhaupt kaum wegsamen Tüpfel, bei Atractophora dagegen bemerken wir das typische Eindringen einer sporogenen Zelle in die Auxiliare. Ist das letztere richtig, dann ist tatsächlich der Weg zu den Gigartinen gegeben, den wir schon auf S. 718 andeuteten.

Ob man dann die Wrangelien schon als Gigartinales oder noch als Nemalionales ansprechen soll, und ob man sie im Anschluß an die eine oder die andere Gruppe behandeln muß, scheint mir von minderer Bedeutung zu sein. Da ich glaube, man muß auf die Anwesenheit der Auxiliarzelle einen gewissen Wert legen, habe ich die Familie an dieser Stelle dem Leser vorgeführt.

Rhodophyllidaceen. Zu den Gigartinales muß man mit Schmitz wohl auch noch die Rhodophyllidaceen rechnen. Sie sind meistens durch Cystokarpien mit derber Wand und gut entwickeltem Porus ausgezeichnet (Fig. 461). Die Wandung entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Gelidiaceen (S. 688), d. h. die Rinde zeigt lokal ein erheblich gesteigertes Wachstum und wölbt sich deshalb stark nach außen; gleichzeitig löst sie sich von den zentralen Gewebeelementen los, und so entsteht ein mehr oder weniger großer Hohlraum. Dieser wird häufig durchzogen von einer Anzahl radiärer Rindenzellen, welche bei Abhebung der Cystokarpwand nicht gerissen sind, sondern der skizzierten Bewegung durch Dehnung und Wachstum folgten (Fig. 461, *2*). Außerdem kann die Höhlung des Cystokarpiums sekundär erfüllt werden durch ein meist sehr lockeres Geflecht von Hyphen, welche von der Innenwand her unregelmäßig in dieselbe einwachsen. In dieser Höhlung etabliert sich nun der Fruchtkern, welcher die Karposporen liefert.

Dies Gebilde ist bei den Rhodophyllidaceen nicht dem Boden des Cystokarps angeheftet, wie in anderen Gruppen (Delesserien usw.), es hängt vielmehr von oben herunter (Fig. 461, *2*), indem es nicht weit von der Mündung seitlich angeheftet ist. Die Entwickelung ist im einzelnen nicht genügend bekannt. Die dreizelligen Karpogonäste sitzen wie üblich einer Zelle der Innenrinde an (Fig. 461, *1*); sie sind an ihrer Basis oft nach innen gerichtet, wenden sich aber dann scharf nach auswärts, um die Trichogyne an die Oberfläche zu bringen. Bei Rhodophyllis, Cystoclonium und manchen anderen Gattungen (Fig. 461, *1*) liegen die Auxiliarzellen den Karpogonen ziemlich nahe, sie stellen eine nur wenig modifizierte Zelle der Innenrinde dar (in der Fig. 461, *1* dunkel gezeichnet).

Die Fruchthöhlung entsteht in unmittelbarer Nähe der Auxiliarzelle, und wenn dann das Karpogon mit der letzteren fusioniert hat, hängt die Fusionszelle innen seitlich an der Cystokarpwand (Fig. 461, *2*); sie streckt sich nun stark, gelangt mit ihrem freien Ende zwischen das Hyphengeflecht und entsendet zahlreiche Büschel sporogener Fäden, die nach den verschiedensten Richtungen ausstrahlen, dann dicht zusammenschließen und endlich Karposporen entwickeln.

Es ist klar, daß die Hyphen bei diesem Prozeß verdrängt oder eingeklemmt werden müssen. Tatsächlich sieht man denn auch bei nicht wenigen Gattungen der Rhodophyllideen Stränge des sterilen Gewebes (Fig. 461, *3 fa*) die Masse der sporogenen Fäden durchsetzen.

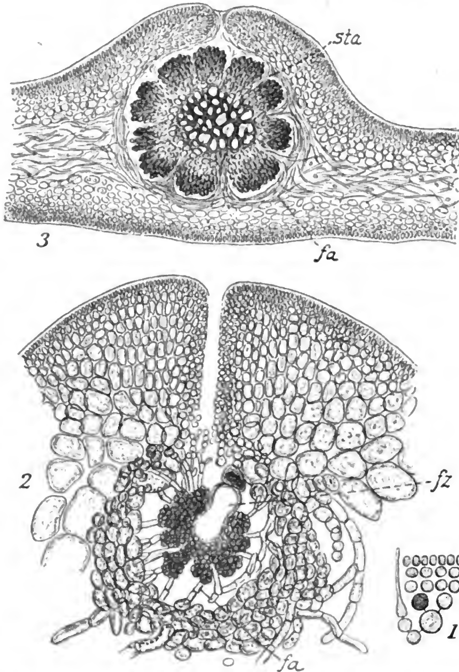


Fig. 461. *1* Karpogon u. Auxiliarzelle von *Cystoclonium* n. SCHMITZ. *2* Frucht von *Soliera chordalis* n. BORNET. *3* dass. von *Flahaultia appendiculata* n. BORNET. *fa* Fasern. *fz* Fusionszelle. *sta* sterile Hyphen.

Bei Rhodophyllis ist die Fusionszelle ziemlich groß und bleibt wohl stets kenntlich; bei anderen Gattungen dagegen ist sie kleiner und deshalb in dem voll entwickelten Fruchtkern nicht mehr nachweisbar (Fig. 461, *3*).

Die Höhlung des Cystokarps ist vielfach (Fig. 461, *2*, *3*) im Innern des Thallus durch eine feste Wandung gegen das Gewebe des letzteren abgegrenzt, z. B. bei der auch wohl hierher gehörigen Calliblepharis, über welche

Phillips kurz berichtet. Diese „Faserhülle" entsteht wie bei Gigartinen aus verflochtenen Hyphen oder ähnlichen Gebilden. Manchen Gattungen fehlt sie aber.

Etwas eingehender als die vorerwähnten Gattungen, über welche Bornet, Schmitz, Phillips Auskunft geben, ist durch Osterhout Agardhiella (Rhabdonia) tenera untersucht (Fig. 462). Indes ist mir aus seinen Angaben und Bildern nicht alles klar geworden.



Fig. 462. *Agardhiella (Rhabdonia) tenera* n. Osterhout. *1*, *2* Fruchtentwickelung. *ctrz* Zentralzelle. *az* Auxiliarzelle. *st* sterile Zellen. *fa* Fasern. *o* Öffnung.

Die Karpogonäste haben die übliche Stellung, die Auxiliarzellen weisen in ihrer Lagerung so wenig Beziehungen zu den Karpogonen auf, daß von Prokarpien nicht wohl die Rede sein kann. Die Karpogone sind zahlreicher als die Auxiliaren. Die Oospore entsendet wie bei Dudresnaya lange Fäden, die aber

kaum verzweigt sind. Sie dürften immer nur mit einer Auxiliarzelle in Verbindung treten.

Diese sind wie bei den früher erwähnten Gattungen substanzreiche Zellen der Innenrinde, d. h. wie Fig. 462, *1* zeigt, größere Gliederzellen der verzweigten und annähernd radiär verlaufenden Rindenfäden. Auch die Nachbarn der Auxiliarzelle enthalten reichliche Nährsubstanzen. Nach vollzogener Fusionierung mit dem sporogenen Faden läßt die Auxiliarzelle auf der Innenseite einen Fortsatz, die Zentralzelle, hervortreten (Fig. 462, *1*), welche sich wiederholt teilt und einer Masse von Zellen oder Fäden den Ursprung gibt, die nicht bloß die Auxiliarzelle selbst, sondern auch die über ihr stehenden großen Zellen (*st*) völlig einhüllen (Fig. 462, *2*). Die Einzelheiten dieses Vorganges werden nicht angegeben, man wird aber nach dem von Osterhout gewählten Ausdruck zunächst wohl an ähnliche Vorgänge wie bei den Wrangelien denken müssen, d. h. an ein Umspinnen der Auxiliarzelle und deren Nachbarn durch sporogene Fäden. Nach der Abbildung freilich (Fig. 462, *2*) könnte es sich auch um ein nachträgliches allseitiges Auswachsen der Auxiliarzelle handeln.

Mag dem sein wie ihm wolle, sicher ist, daß sporogene Fäden von der Zentralzelle allseitig ausstrahlen und Karposporen bilden.

Die hellen Fäden, welche ebenfalls vom Fruchtkern gegen die Höhlungswandung radiär gestellt sind (*fa* Fig. 462, *2*), sind nach Osterhout sterile sporogene Fäden (sit venia verbo!), welche vom Zentrum her bis zur inneren Cystokarpwand hervorwachsen und sich mit derselben fest vereinigen. Mir will das noch nicht ganz einleuchten.

Die Höhlung des Cystokarpiums entsteht im wesentlichen in der oben geschilderten Weise durch Abheben der äußeren Rindenschichten, dabei bleiben auch Verbindungsfäden bestehen. Wie diese sich zu denjenigen verhalten, welche wir mit Osterhout als sterile sporogene bezeichneten, übersehe ich nicht ganz. Die Öffnung des Cystokarpiums kommt dadurch zustande, daß an einer Stelle (*o* Fig. 462) die Rindenfäden nicht mit wachsen und später aus einander gezerrt werden.

Rhabdonia läßt nach Osterhout seine Auxiliarzelle „mit einigen Nachbarzellen" verschmelzen, sodaß eine riesige Zelle in der Mitte der sporogenen Fäden entsteht. Wenn wir oben unter Hinweis auf Fig. 461 von einer Fusionszelle bei Soliera u. a. redeten, so muß hier nachgetragen werden, daß auch diese das Produkt mehrfacher Verschmelzung der Auxiliare resp. der Zentralzelle mit ihren Nachbarn ist.

Die Ähnlichkeit zwischen Gigartinaceen und Rhodophyllidaceen springt in die Augen und deshalb hat auch Schmitz die Verwandtschaft beider Gruppen betont. Allein man wird auch die Unterschiede nicht vergessen dürfen. Die Gigartinaceen besitzen ein typisches Prokarpium, in welchem Karpogon und Auxiliarzelle vereinigt sind fast wie bei Ceramiaceen usw. Die Rhodophyllidaceen aber besitzen ein solches Prokarpium nicht überall, Auxiliarzelle und Sexualapparat sind oft weit getrennt, die erstere ist eine beliebige, zunächst kaum ausgezeichnete Rindenzelle. Das erinnert an die Nemastomeen u. a., und man kann, wie mir scheint, tatsächlich fragen, ob zu diesen Gruppen nicht auch Beziehungen vorhanden sind. Man vergleiche nur einmal Berthold's Angaben über Grateloupia usw. mit dem, was Schmitz-Hauptfleisch über Tichocarpus berichten, bei welchem an der Basis der Auxiliarzelle ein dichtes „Placentapolster" entwickelt wird, ähnlich wie die Fruchthülle bei den Grateloupien.

Eine sichere Entscheidung freilich wird man kaum treffen können, ehe nicht weitere entwickelungsgeschichtliche Daten vorliegen.

5. Rhodymeniales.

Unter diesem Namen fasse ich nur die Sphaerococcaceen und die Rhodymeniaceen zusammen.

Sphaerococcaceen. Die Cystokarpien der Sphaerococcaceen sind bei manchen Gattungen dieser Gruppe über den ganzen Thallus scheinbar regellos zerstreut, bei anderen aber finden sie sich in Einzahl auf kleinen Seitensprossen, die dadurch ziemlich abweichend gestaltet werden und nicht selten als gestielte Kügelchen erscheinen (Fig. 463).

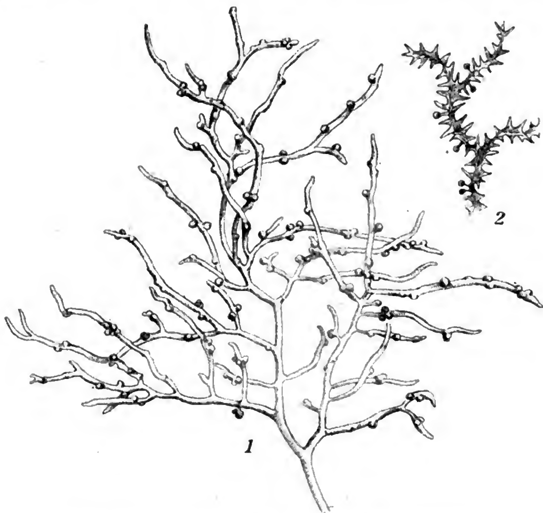


Fig. 463. *1 Gracilaria;* Orig. *2 Phacelocarpus* n. KÜTZING.

Die einzelne Frucht hat mit derjenigen der Rhodophyllidaceen manche Ähnlichkeit, und doch tritt ein Unterschied (Fig. 464, *4*) sofort hervor: Der Fruchtkern ist an der Basis des Ganzen, der Öffnung gegenüber, angeheftet, und an der Anheftungsstelle findet sich dann ein kleinzelliges, aus Hyphen gebildetes Gewebe, das leider den Namen Placenta erhalten hat. Mir scheint derselbe nicht sehr glücklich, denn dies Gewebe hat mit der Karposporenbildung, wie in anderen Fällen, garnichts zu tun.

Die Entwickelungsgeschichte der Sphaerococcaceenfrüchte ist noch vielfach unklar, die Angaben sind meist lückenhaft. Halten wir uns zunächst einmal an die leider etwas unvollständigen Angaben von JOHNSON über Gracilaria, so geht aus Fig. 464, 3 hervor, daß an der Basis eines jungen Cystokarpiums eine relativ große Zentral- oder Fusionszelle (*fz*) liegt, hervorgegangen mutmaßlich aus der Vereinigung der Auxiliarzelle mit einigen Nachbarzellen. An der Basis

der großen Zentralzelle und wohl auch aus anliegenden Rindenzellen treten die Fäden hervor, welche die sog. Placenta bilden. Das Oberende der Zentralzelle entsendet sporogene Fäden, die (Fig. 464, *3*) anfänglich noch getrennt sind, später aber, offenbar infolge wiederholter Verzweigung, zu einem dichten Polster, dem Fruchtkern, zusammenschließen (Fig. 464, *4*) und sogar in tangentialer Richtung sekundäre Tüpfel bilden. Nur die Enden der Fäden, welche das Kernpolster zusammensetzen, sind frei und produzieren Karposporen. Die Zentralzelle bleibt lange an der Basis des Fruchtkernes sichtbar (*fz*).

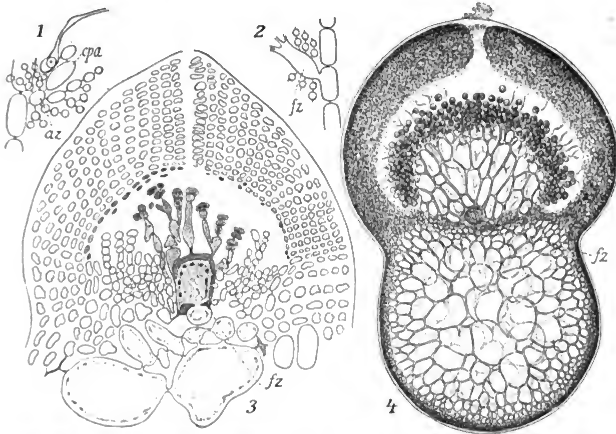


Fig. 464 n. Thuret, Johnson, Schmitz. *1*, *2* Prokarpien von *Sphaerococcus coronopifolius*. *3*, *4* junges und älteres Cystokarp von *Gracilaria confervoides*. *cpa* Karpogonast. *az* Auxiliarzelle. *fz* Fusionszelle.

Die Gestaltung des Karpogonastes von Gracilaria, seine Verbindung mit der Auxiliarzelle usw. ist mir aus Johnson's Angaben nicht ganz klar geworden; die Dinge dürften aber nichts absonderliches bieten.

Die Fruchtwand entsteht hier wie bei den früher behandelten Familien durch Abhebung der äußeren Rindenschichten von den inneren, die mit einer bedeutenden Verdickung der ersten verbunden ist. Ob bei Gracilaria Verbindungsfäden übrig bleiben, ist nicht ganz sicher, in anderen Gattungen sind aber solche Gebilde bestimmt nachweisbar; sie erscheinen (zusammen mit Hyphen) in das sporogene Gewebe eingeklemmt.

Eine Ergänzung zu dem, was über Gracilaria berichtet wurde, bilden kurze Angaben bei Schmitz-Hauptfleisch über Sphaerococcus, die allerdings mit Johnson's Bericht über diese Gattung nicht ganz harmonieren. Der Zentralfaden der Fruchtästchen trägt seitlich eine Zelle, welche mit zahlreichen Zweiglein besetzt ist (Fig. 464, *1*). An ihr ist ein vierzelliger Karpogonast befestigt (*cpa* Fig. 464, *1*). Die den Karpogonast tragende Zelle (*az*) ist die Auxiliarzelle. Nach Vereinigung mit der befruchteten Eizelle fusioniert sie mit ihren Nachbarn, u. a.

auch mit Gliederzellen des Zentralfadens (Fig. 464, *2*), und dann wächst die so entstandene Fusionszelle (*fz*) am Oberende zu sporogenen Fäden aus. Diese bilden, soweit ich sehe, den Fruchtkern, die Zweiglein an der Auxiliarzelle liefern wohl die Placenta.

Wesentlich mehr über den Fruchtaufbau der Sphaerococcaceen als hier berichtet, ist nicht bekannt. Varianten kommen vor mit Bezug auf die Gestalt der Zentralzelle, das Vorhandensein oder Fehlen der sog. Placenta usw. Erwähnt mag noch werden, daß nicht selten auch die sporogenen Fäden an ihrer Basis mit einander fusionieren und ferner, daß bei Hypnea die Fruchthöhlung von zahlreichen, netzig verbundenen Fäden durchsetzt ist, zwischen welche die sporogenen Fäden von der (am Grunde des Ganzen liegenden) Zentralzelle aus einwachsen, um sich mit ihnen zu „verketten" (durch Tüpfel) und dann Büschel von Karposporen zu bilden.

Im übrigen scheint mir gerade diese Gruppe erneuter vergleichender Untersuchung dringend bedürftig zu sein.

Rhodymeniaceen. Ein Teil der Rhodymeniaceen, darunter Rhodymenia selbst, Hymenocladia usw., sowie wohl auch Erythrocoleon, die OKAMURA in diese Familie rechnet, hat in der Fruchtbildung eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Sphaerococcaceen. Der Hauptunterschied besteht darin, daß die ganze Masse sporogener Fäden, welche von der Auxiliarzelle resp. der Zentralzelle ausstrahlt, in Karposporenbildung aufgeht; infolgedessen ist von einem Fruchtkern in dem Sinne wie bei den Sphaerococcaceen usw. nicht die Rede. Die „placentaren" Bildungen erscheinen hier wie dort in ähnlicher Weise.

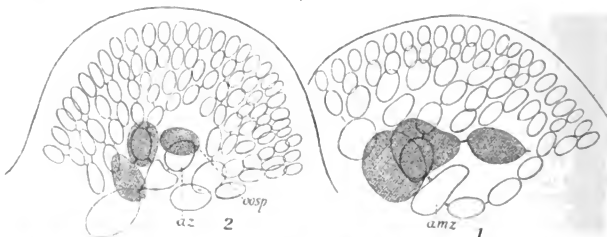


Fig. 465 n. PHILLIPS. *1*, *2* Prokarpien von *Plocamium coccineum*. *amz* Auxiliarmutterzelle. *oosp* Oospore. *az* Auxiliarzelle.

Solchen Formen dürfte sich auch Plocamium anschließen. Nach PHILLIPS gehört die Auxiliarmutterzelle (*amz* Fig. 465, *1*), welche auch den Karpogonast trägt, den inneren Regionen der lokal verdickten Rinde an. Nach der Befruchtung liefert die Auxiliarmutterzelle eine Auxiliare (*az* Fig. 465, *2*), aus welcher späterhin die Sporen hervorgehen. Durch Emporheben der Außenrinde entsteht die Fruchthöhlung.

Chylocladieen. Von diesen und ähnlichen Rhodymenieen weichen die Chylocladieen (Chylocladia, Lomentaria, Champia) oft recht erheblich ab.

Ihre Fruchtentwickelung ist von JANCZEWSKI, SCHMITZ, HAUPTFLEISCH, DAVIS und HASSENCAMP untersucht worden. Die Angaben dieser Autoren differieren außerordentlich; ich halte mich zunächst im wesentlichen an HASSENCAMP's Befunde, HAUPTFLEISCH scheint mir durch zu einseitige Berücksichtigung von Quetschpräparaten in mancherlei Irrtümer verfallen zu sein.

Ein radialer Längsschnitt durch den Thallus von Chylocladia kaliformis (Fig. 466, *1*) zeigt, daß der vierzellige Karpogonast einer großen Tragzelle (*trz*) aufsitzt, und diese ihrerseits ist wieder einem der Längsfäden (*lf*) angeheftet, die wir auf S. 564 beschrieben haben. Die Auxiliarzellen sind in solchen Bildern nicht sichtbar, und zwar deshalb nicht, weil sie, soweit erkennbar, mit dem Karpogonast in keiner direkten Verbindung stehen. Auf Querschnitten (Fig. 466, *2*) dagegen erkennt man sie leicht als ein Paar von Zellen, welche rechts und links neben dem Karpogonast liegen. Nicht selten wird nur eine Auxiliare entwickelt. Die letzteren entstehen dadurch, daß eine resp. zwei große Zellen der Thalluswand durch perikline Wände in die eigentliche Auxiliarzelle (*az*) und in die Basalzelle (*bz*) zerfallen. Das erfolgt aber erst nach vollzogener Befruchtung des Karpogons.

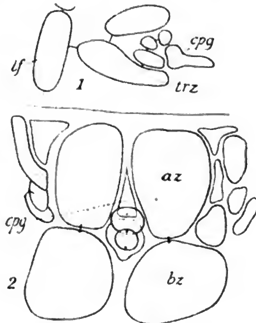


Fig. 466. Prokarpien (schematisch) von *Chylocladia californica* n. HASSENCAMP. *1* im Längsschnitt des Sprosses. *2* im Querschnitt desselben. *lf* Längsfaden. *trz* Tragzelle. *cpg* Karpogon. *az* Auxiliarzelle. *bz* Basalzelle.

Schon auf diesen Stufen fällt die große Zahl der Kerne in den Basalzellen auf, auch die benachbarten Thalluszellen sind häufig durch Kernreichtum ausgezeichnet (Fig. 467, *1*).

Die befruchtete Eizelle tritt durch Fortsätze, welche teils von ihr selbst, teils von den Auxiliarzellen ausgehen, mit den letzteren in Verbindung, und in jede derselben wird ein sporogener Kern eingeführt. Nach Ablauf der üblichen Kernbewegungen wird die „vorgeschriebene" Fußzelle gebildet (*fz* Fig. 467, *1*), und dann schreitet die über ihr stehende Zentralzelle zu Teilungen, welche (Fig. 467, *2*) radiär um ein Zentrum gestellte Zellen ergeben. Von den keilförmigen Zellen werden unten durch perikline Wände kleinere, Stielzellen, abgeschnitten (vgl. Polyides), und nunmehr stellen die oberen die Karposporenanlagen dar, welche sich noch erheblich vergrößern, sich mit Reservesubstanzen füllen und sich zudem durch einen einzigen großen Kern auszeichnen.

Inzwischen sind aber die Basalzellen nicht untätig geblieben, sie verschmelzen völlig mit den Fußzellen und vereinigen sich außerdem durch mehr oder weniger breite Plasmastränge mit zahlreichen vegetativen Zellen (Fig. 467, *3*, *4*). Doch auch damit ist es der Fusionierungen noch nicht genug, die Plasmamassen brechen noch in die Stielzellen ein nnd beseitigen diese vollends. So resultiert im Anschluß an jede Auxiliare eine riesige Fusionszelle, welche die Sporen auf ihrem Scheitel trägt, und wo zwei Auxiliarzellen vorhanden waren, wird auch noch zwischen den beiden Derivaten der Basalzellen eine breite Verbindung (Fig. 467, *4* hergestellt.

Die so gebildete Riesenzelle enthält natürlich sehr zahlreiche Kerne, und zwar müssen das teils sporogene, teils auxiliare Kerne sein. Wenn nun auch nicht alle in Frage kommenden Nuclei gleich aussehen, so lassen sich doch die beiden Sorten derselben nicht mehr unterscheiden.

Die Wandung des Cystokarps entsteht durch Neubildung von Zellen unter periklinen Teilungen in der Umgebung der Auxiliaren. Die neugebildeten Zellmassen wölben sich bei Chylocladia kaliformis über diesen zusammen, ohne einen Porus freizulassen. Ein solcher wird aber bei Champia und Lomentaria von

vornherein gebildet. Bei allen Gattungen werden die inneren Schichten der Cystokarpwandung durch die wachsende und reifende Karposporenmasse zerdrückt resp. gequetscht.

Lomentaria und Champia entwickeln ihre Prokarpien ähnlich wie Chylocladia, doch pflegt nur eine Auxiliarzelle ausgebildet zu werden. Abweichend von der zuerst besprochenen Gattung unterbleibt die Fusionierung der Basal-, Fuß- usw.-Zellen unter einander. Die Zentralzelle entwickelt außerdem bei diesen Gattungen kurze sporogene Fäden, welche sich verzweigen und erst dann zur Karposporenbildung schreiten.

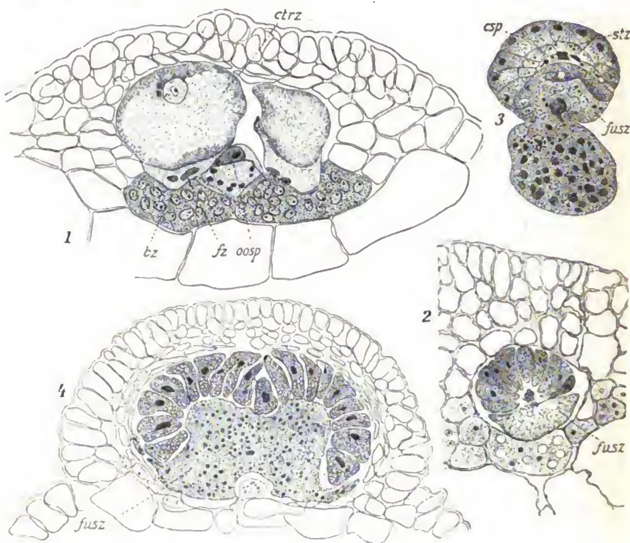


Fig. 467. Fruchtbildung bei *Chylocladia* n. HASSENCAMP. *1* junge Stufe nach Abtrennung der Zentralzelle (*ctrz*). *2*, *3* etwas ältere Stadien. *4* fast reife Karposporen. *oosp* Ooospore. *fz* Fußzelle. *bz* Basalzelle. *fusz* Fusionszelle. *stz* Stielzelle. *csp* Karposporen.

Die Angaben von DAVIS lauten abweichend, indes scheinen mir seine Zeichnungen doch im wesentlichen das zu bestätigen, was HAUPTFLEISCH berichtet. DAVIS hat wohl die Auxiliarzelle nicht richtig erkannt, jedenfalls den Begriff Auxiliarzelle in einem anderen Sinne gefaßt, als das seit SCHMITZ geschieht.

Chylocladia steht offenbar den Rhodymenia-Arten ziemlich fern, und man wäre wohl geneigt, sie in eine ganz andere Familie zu bringen; indes erscheinen doch Lomentaria und Champia geeignet, einen Übergang zu vermitteln, und so lange diese, wie die anderen in Frage kommenden Gattungen nicht genauer untersucht sind, wird auch der Zweifler gut tun, zunächst die Familie der Rhodymeniaceen intakt zu belassen, und so lange wird auch über die Verwandtschaft

mit den Delesseriaceen, die vielfach wohl mit Recht betont wird, nichts sicheres zu sagen sein.

Blicken wir auf meinen Bericht über die Entwickelung des Sporophyten zurück, so zeigt sich uns eine ungemeine Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung desselben. Er tritt bei den Nemalieen auf als ein einfaches Büschel verzweigter Sprößchen, um bei Dermonema, Galaxaura u. a. zu einem schon recht umfangreichen System reich verästelter Fäden umgestaltet zu werden.

Diese vermögen sodann in der Gruppe der Cryptonemiales nicht mehr auf eigenen Füßen zu stehen; sie finden nicht bloß Halt, sondern auch Nahrung in den Auxiliarzellen; sie parasitieren partiell auf den letzteren, etwa in derselben Weise wie das Sporogonium der Muscineen auf der mütterlichen Moospflanze. Das „Schmarotzer"system des Sporophyten wird nun in der mannigfaltigsten Weise in den verschiedenen Gruppen ausgebildet. Vielfach werden die Nachbarn der Auxiliarzellen mit zur Ernährung benutzt und durch Fusionierung mit letzteren in das Ernährungssystem einbezogen, wie das z. B. bei Chylocladia und noch eigenartiger bei den Corallineen der Fall ist.

Auf der anderen Seite vollzieht sich eine Reduktion des Sporophyten. Die ursprünglich langen Fäden werden kürzer und kürzer, schließlich erscheint das ganze Gebilde, z. B. bei den Rhodomeleen, auf eine oder zwei Zellen reduziert. Hier wie in anderen Fällen (Gloeosiphonia usw.) begnügt sich der Sporophyt dann nicht mehr damit, sich mehr oder weniger äußerlich auf oder in der Auxiliarzelle zu verankern, nein, er schlüpft vollständig in dieselbe ein und ist in diesem Stadium völlig membranlos, von einer parasitischen Amöbe, von einer Vampyrella oder von einem Chytridium nur innerlich verschieden. Er benimmt sich auch vollständig wie ein Parasit, schiebt den Kern der Auxiliarzelle flugs beiseite, regiert in deren Plasma wie in seinem Eigentum und entwickelt sich auf Kosten und mit Hilfe desselben.

Ceramiaceen und Rhodomeleen, bei welchen der Sporophyt am weitesten reduziert, der Parasitismus am weitesten entwickelt ist, wird man in ähnlicher Weise als die höchst stehenden Florideen betrachten, wie man die Compositen meistens als die weitest entwickelten Phanerogamen ansieht.

Der Sporophyt kann nackt sein, gewöhnlich aber besitzt er eine Hülle, und damit entstehen dann die oben geschilderten Cystokarpien. Ganz allgemein entstammt die Hülle dem Gametophyten, nicht dem Sporophyten, im übrigen ist sie recht wechselnden Ursprunges.

Literatur.

AGARDH, C. A., Species Algarum rite cognitae cum synonymis etc. Gryphiae 1823. **1.** 1828. **2.**

AGARDH, J. G., Florideernes Morphologie. K. Svensk. Akad. Handl. 1880. **15.**

— Species genera et ordines algarum. 3[2]. Morphologia Floridearum 1880. 3[3]. De Dispositione Delesseriearum curae posteriores 1898.

— Om strukturen hos Champia och Lomentaria. Sv. Vet. Akad. Öfvers. 1888. **45.** p. 49.

— Till Algernes Systematik. Nya bidrag VII; Florideae. Acta Univers. Lund. 1885. **21.**

— Analecta algologica. Das. 1892. **28.** 1896. **32.**

AMBRONN, Üb. einige Fälle von Bilateralität bei d. Florideen. Bot. Ztg. 1880. **38.**

— Üb. d. Art u. Weise der Sproßbildung b. d. Rhodomeleen-Gattungen Vidalia, Amansia u. Polyzonia. S.-Ber. d. bot. Ver. d. Pr. Brandenburg 1880. **22.** p. 73.

Arcangeli, G., Sopra alcune specie dei Batrachospermum. Nuovo Giorn. bot. Italian. 1882. **14.** p. 155.
Archer, W., On the minute structure and Mode of Growth of Ballia callitricha Ag. Transact. of Linn. soc. Bot. 1880. 2. ser. **1.** p. 211.
Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität von wachsenden Pflanzenteilen zu bestimmen. Verh. d. Heidelberger naturhist.-med. Vereins. N. F. **2.**
—— Algen. Forschungsreise S. M. S. „Gazelle" i. d. J. 1874/76. **4.** 1889.
Atkinson, G. F., Monograph of the Lemaneaceae of the United States. Ann. of bot. 1889/91. **4.** p. 177.
Berthold, G., Beitr. z. Morphol. u. Physiol. der Meeresalgen. Pringsheims Jahrb. 1882. **13.** p. 569.
—— Cryptonemiaceen des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes v. N. 1884. **12.**
—— Üb. Spiralstellung bei den Florideen. Bot. Ztg. 1883. **41.** p. 729.
Bigelow, R. P., On the structure of the frond in Champia parvula Harv. Contributions from the cryptogamic laboratory of the museum of Harward Univers. N. 7. Proceed. of Amer. Acad. 1887. **23.** 111.
Bornemann, Beitr. z. Kenntnis der Lemaneaceen. Diss. Freiburg 1887.
Bornet, E., Description d'un nouveau genre de Floridées des côtes de France. Ann. sc. nat. 1859. 4 sér. **11.** p. 88. (Lejolisia.)
—— et Thuret, G., Rech. sur la fécondation des Floridées. Ann. sc. nat. bot. 1867. 5. sér. **6.** p. 137.
—— —— Notes algologiques.
Brand, F., Über Chantransia u. die einschl. Formen d. bayr. Hochebene. Hedwigia 1897. **36.** p. 300.
—— Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14.** p. 185.
—— Üb. Batrachospermum. Bot. Zentralbl. **61.** p. 280.
Brannon, M. A., The structure and development of Grinellia americana. Ann. of Bot. 1897. **11.** p. 1.
Brebner, G., On the origin of the filamentous Thallus of Dumontia filiformis. Journ. Linn. soc. 1895. **30.** p. 436.
Butters, F. K., Observations on Rhodymenia. Minnesota botan. studies. 1899.
Carruthers, J. B., On the cystocarp of some Species of Callophyllis and Rhodymenia. Journ. Linn. soc. 1892. **29.** p. 77.
Chester, G. D., Notes concerning the development of Nemalion multifidum. Bot. Gazette 1896. **21.** p. 340.
Cramer, C., Physiol.-systemat. Untersuch. üb. d. Ceramiaceen. Neue Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss. 1865. **20.**
—— Ceramieen. Pfl.-physiol. Unters. v. Nägeli u. Cramer 1857. Heft 4.
—— Über Caloglossa Leprieurii (Mont. Harv.) J. G. Ag. Festschrift für Nägeli u. Kölliker. Zürich 1891.
Darbishire, O. V., Die Phyllophora-Arten der westl. Ostsee deutschen Anteils. Wiss. Meeresunters. herausg. v. d. Komm. z. Erf. d. deutschen Meere usw. 1895. Abt. Kiel. N. F. **1.**
—— Spencerella australis, eine neue Florideen-Gattung u. Art. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14.** p. 195.
Davis, B. M., Kernteilung der Tetrasporen-Mutterzelle bei Corallina officinalis. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 266.
—— Development of the Frond of Champia parvula Harv. Ann. of Bot. 1892. **6.** p. 339.
—— The fertilisation of Batrachospermum. Ann. of bot. 1896. **10.** p. 49.
—— Development of the Cystocarp of Champia parvula. Bot. Gaz. 1896. **21.** p. 109.
—— Development of the procarp and Cystocarp in the genus Ptilota. Das. **22.** p. 353.
Debray, F., Sur la structure et le développement des Chylocladia, Champia et Lomentaria; 2. mém. Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1890. **22.** p. 399.
—— Recherches sur la structure et le développement du Thalle des Chylocladia. Champia et Lomentaria. Bull. scient. du département du Nord. 2. sér. Année 9.
Derick, C. M., Notes on the holdfasts of certain Florideae. Bot. Gaz. 1899. **28.** p. 246.
Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 26. Monographie. Berlin 1901.
—— Üb. endogene Bildg. normaler Seitensprosse i. d. Gattungen Rytiphloea, Vidalia und Amansia. Bot. Ztg. 1879. **37.** p. 604.
—— Üb. kongenitale Verwachsg. am Thallus d. Pollexfenieen. Nachr. d. Gött. Ges. d. W. 1880. Bot. Ztg. 1881. **40.** p. 159.

FOSLIE, M., The Norvegian forms of Lithothamnion. Det k. norske Vidensk. Selskabs Skrifter 1894. Daselbst zahlreiche kleinere Arbeiten.
FREEMAN, E. M., Observations on Constantinea. Minnesota Bot. Stud. Ser. 2. **2.** p. 175.
GIBSON, Harvey, J. R. On the development of Sporangia in Rhodochorton Rothii Näg. Journ. Linn. soc. Bot. 1891. **28.** p. 201.
— On the structure and development of Catenella Opuntia Grev. Das. 1892. **29.** p. 68.
GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
— Üb. d. Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg 1880. **2.** p. 353.
— Üb. einige Süßwasserflorideen aus Britisch-Guyana. Flora 1897. **83.** p. 436.
— Eine Süßwasserfloridee aus Ostafrika. Das. 1898. **85.** p. 65.
— Üb. d. Jugendzustände der Pflanzen. Das. 1889. **72.** p. 1.
GUIGNARD, L., Développement et constitution des Anthérozoides. Revue gén. de bot. 1889. **1.** p. 11.
HASSENCAMP, A., Üb. d. Entw. der Cystokarpien bei einigen Florideen. Bot. Ztg. 1902. **60.** 65.
HAUFE, F. E., Beitr. z. Kenntnis d. Anatomie u. teilweise auch der Morphologie einiger Florideen. Diss. Göttingen 1879.
HAUPTFLEISCH, P., Die Fruchtentwickelung der Gattungen Chylocladia, Champia u. Lomentaria. Flora 1892. **75.** p. 307.
HEDGCOCK, G. G., and HUNTER, A. A., Notes on Thorea. Bot. Gaz. 1899. **28.** p. 425—429.
HENCKEL, A., Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpurascens Kütz. Nyt Magazin f. Naturvidenskab. 1901. **39.** p. 355.
HEYDRICH, F., Über Corallinaceen in versch. Jahrg. der Berichte d. d. bot. Ges.
— Die Befruchtung des Tetrasporangiums von Polysiphonia Greville. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19.** p. 55—71.
— Das Tetrasporangium der Florideen, ein Vorläufer der sexuellen Fortpflanzung. 1902.
— Die Entwickelungsgeschichte des Corallineen-Genus Sphaeranthera Heydrich. Mitt. zool. Station Neapel. **14.** p. 586—619.
JANCZEWSKI, Notes sur le développement du Cystocarpe dans les Floridées. Mém. de la soc. de Cherbourg 1876. **20.** p. 109.
JOHNSON, T., Sphaerococcus coronopifolius Stackh. Ann. of bot. 1888. **2.** p. 293.
— The procarpium and fruit in Gracilaria confervoides. Das. 1887. **1.** p. 213.
— Stenogramme interrupta. Das. 1892. **6.** p. 361.
JOLIS, A. LE, Liste des algues marines de Cherbourg. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg 1864. **10.** p. 1.
JÖNSSON, B., Beitr. z. Kenntnis des Dickenwachstums d. Rhodophyceen. Acta Universit. Lund. 1890/91. **27.**
KARSTEN, G., Delesseria (Caloglossa Harb) amboinensis. Bot. Ztg. 1891. **41.** p. 265.
KETEL, K. F., Anatom. Untersuchg. üb. die Gattung Lemanea. Diss. Greifswald 1887.
KJELLMAN, F. R., The algae of the arctic sea. Kgl. vet. Akad. Handlingar 1883. **20.** Nr. 5.
— Om Floridé-slägtet Galaxaura etc. K. svenska Vetensk. Akad. Handlingar 1900. **33.** Nr. 1.
KNY, L., Üb. Axillarknospen b. den Florideen. Festschr. d. Berliner Ges. nf. Freunde. 1873.
— Botan. Wandtafeln. 3. Abt. 1879. p. 80.
— Die Bedeutung der Florideen in morpholog. u. histolog. Beziehung. Bot. Ztg. 1873. **31.** p. 433.
— Über echte und falsche Dichotomie im Pflanzenreich mit Bemerkungen von P. MAGNUS. Sitz.-Ber. d. Ges. nf. Freunde in Berlin Dez. 1871 in Bot. Ztg. 1872. **30.** p. 341, 699, 722.
KUCKUCK, P., Beitr. z. Kenntnis der Meeresalgen. 1. Rhododermis parasitica Batt. Wiss. Meeresunters. 1897. N. F. **2.** Abt. Helgoland.
KÜTZING, T. F., Phycologia generalis.
— Tabulae phycologicae.
LEHMANN, E., Beitr. z. Kenntnis von Chantransia efflorescens J. AG. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel 1901. N. F. **6.**
MASSEE, G., On the formation and growth of the cells in the genus Polysiphonia. Journ. of roy. micr. soc. 1884. 2. ser. **4.** p. 198.
MÖBIUS, M., Beitr. z. Kenntnis d. Gattg. Thorea. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9.** p. 333.
— Bemerkungen üb. d. syst. Stellg. von Thorea. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 266.

MURRAY, On the structure and systematic position of Chantransia etc. Journ. Linn. soc. Bot. 1890. 28. p. 209.
NÄGELI, C., Neuere Algensysteme. Zürich 1847.
— Wachstumsgeschichte v. Hypoglossum Leprieurii (Mont.) Kütz. NÄGELI u. CRAMER, Pfl.-physiol. Unters. 1855. Heft 1.
— u. SCHWENDENER, Das Mikroskop.
— Wachstumsgesch. von Delesseria Hypoglossum. NÄGELI u. SCHLEIDEN, Zeitschr. f. wiss. Botanik 1845. Heft 2. p. 121.
— Beitr. z. Morphologie u. Systematik der Ceramiaceen. Sitz.-Ber. der Akad. d. W. in München 1861. (Bot. Mitt. 1.)
— Wachstumsgesch. von Pterothamnion Plumula u. floccosum. NÄGELI u. CRAMER, Pfl.-physiol. Unters. 1855. Heft 1.
OKAMURA, K., Illustrat. of the marine algae of Japan. 1901 u. folg.
— On the vegetative multiplication of Chondria crassicaulis Harv. etc. Tokyo bot. Magazine 1892.
— On Microcladia and Carpoblepharis. Das. 14. p. 4—12.
OLSON, M. E., Observations on Gigartina. Minnesota bot. Stud. Ser. 2. 2. p. 154.
OLTMANNS, FR., Zur Entwickelungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg. 1898. 56. p. 99.
OSTERHOUT, M. J. V., On the Life-history of Rhabdonia tenera. J. AG. Ann. of bot. 1896. 10. p. 403.
— Befruchtung bei Batrachospermum. Flora 1900. 87. p. 109.
PETER, A., Über die Pleomorphie einiger Süßwasseralgen aus der Umgebung Münchens. Bot. Zentralbl. 1888. 33. p. 188.
PHILLIPS, R. W., On the development of the cystocarp in Rhodomelaceae. Ann. of bot. 1895. 9. p. 289 u. 1896. 10. p. 185.
— On the development of the cystocarp in Rhodymeniales. Das. 1897. 11. p. 347 u. 1898. 12. p. 173.
POSTELS u. RUPRECHT. Illustrationes algarum Oceani pacifici etc. St. Petersburg 1840.
PRINGSHEIM, N., Beitr. z. Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin 1861. (Ges. Abh. 1.)
REINKE, J., Lehrbuch der Botanik 1880.
ROSANOFF, Recherches anatomiques sur les Mélobésiacées. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg 1866. 12. p. 11.
ROSENVINGE, L. Kolderup, Üb. Polysiphonia. Bot. Zentralbl. 1883. 16. p. 222.
— Bidrag til Polysiphonia's Morphologi. Botanisk Tidsskrift 1884. 14. p. 11.
— Sur la disposition des feuilles chez les Polysiphonia. Bot. Tidsskrift 1888. 17. p. 1.
— Sur la formation des pores secondaires chez les Polysiphonia. ibid. 1888. 17. p. 10.
— Über die Spiralstellungen der Rhodomelaceen 1902. Pringsh. Jahrb. 37. p. 338—364.
— Sur les organes piliformes des Rhodomelacées. Bull. de l'acad. des sc. etc. de Danemark 1903. 4. p. 439.
ROTHPLETZ, A., Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallinaceen. Zeitschr. d. D. geol. Gesellschaft 1891. 43. p. 295.
SCHMIDLE, W., Untersuchgn. üb. Thorea ramosissima Bory. Hedwigia 1896. 35. 1.
— Einiges über die Befruchtung, Keimung und Haarinsertion von Batrachospermum. Bot. Ztg. 1899. 57. p. 125.
SCHMITZ, FR., Unters. üb. d. Befruchtung der Florideen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. W. Berlin 1883. p. 215.
— Die systematische Stellung der Gattg. Thorea Bory. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. 10. p. 115.
— Die Gattung Microthamnion J. Ag. (= Seirospora Harv.). Ber. d. d. bot. Ges. 1893. 10. p. 273.
— Kl. Beiträge z. Kenntnis der Florideen. N. Notarisia 1892. 3. p. 110.
— Dass. II. III. Das. 1893. 4. p. 226. 4. p. 244.
— Dass. IV. Das. 1894. 5. p. 608. V. Das. 5. p. 705.
— Dass. VI. Das. 1896. 6.
— Die Gattung Lophothalia J. Ag. Ber. d. d. bot. Ges. 1893. 11. p. 212.
— Üb. die Fruchtbildg. der Squamarieen. S.-Ber. d. niederrh. Ges. in Bonn 1879. p. 376.
SCHWENDENER, S., Üb. Scheitelwachstum und Blattstellungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. W. in Berlin 1885. p. 921.
— Üb. Spiralstellungen bei Florideen. Monatsh. d. Berl. Akad. 1880. p. 327.
— Zur Theorie der Blattstellungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. W. Berlin 1883. 22. p. 741.
— Üb. Spiralstellungen bei den Florideen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. 22. p. 471.
SECKT, H., Beitr. z. mech. Theorie d. Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Bot. Zentralbl. Beihefte. 10.

SETCHELL, W. A., Structure and development of Tuomeya fluviatilis Harv. Proc. Am. Ac. of arts and sc. 1890. **25.** p. 53.
SIRODOT, L., Observations sur le développement des algues d'eau douce compos. le genre Batrachospermum. Bull. de la soc. bot. de France 1875. **22.** p. 128.
—— Les Batrachospermes. Paris 1884.
—— Études sur la famille des Lemaneacées. Ann. sc. nat. Bot. 1872. 5. sér. **16.**
SMITH, A. A., The development of the cystocarp of Griffithia Bornetiana. Bot. Gaz. 1896. **22.** p. 35.
—— On the development of the Cystocarps in Callophyllis bacciniata Kütz. Journ. Linn. Soc. London. **28.** p. 205.
SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu. Üb. die Fruchtentwickelung von Batrachospermum. Bot. Ztg. 1867. **25.** p. 161.
—— Die Corallinen-Algen des Golfs v. Neapel u. d. angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. G. v. Neapel 1881. **4.**
—— Note sur le Janczewskia, nouvelle Floridée parasite du Chondria obtusa. Mém. de la soc. nat. des sc. nat. de Cherbourg 1877. **21.** p. 209.
—— Psilotum triquetrum. Ann. jard. bot. de Buitenzorg 1884. **4.** p. 139. (Chylocladia.)
STURCH, H. H., Harveyella mirabilis (Schm. u. R.). Ann. of bot. 1899. **13.** p. 83.
THURET, G. et BORNET, E., Études phycologiques. 1878.
—— Rech. sur la fécondation des Fucacées et les antheridies des algues. Ann. sc. nat. 1855. 4 sér. **3.** p. 5.
THWAITES, On the early stages of development of Lemanea fluviatilis. Proceed. Linn. soc. London 1849. **1.** p. 360.
WARTMANN. Beitr. z. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte d. Algengattung Lemanea. St. Gallen 1854.
WEBER VAN BOSSE, A., Notes on Sarcomenia miniata Ag. Journ. of bot. 1896.
WILLE, N., Bidrag til algernes physiologiske anatomi. Kgl. Svensk. Vet. Acad. Handlingar 1885. **21.**
—— Beitr. z. Entwickelungsgeschichte der physiol. Gewebesysteme bei einigen Florideen. Nova acta Leop.-Car. 1887. **52.** p. 51.
—— Üb. die Befruchtung bei Nemalion multifidum (Web. et Mohr). Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 59.
—— Morphologiske og physiologiske Studier over Alger. Nyt mag. f. Naturvid. 1891. **32.** p. 99.
—— Om Topcellväxten hos Lomentaria kaliformis. Bot. Notiser 1887. p. 252.
WRIGHT, P., On the cell-structure of Griffithia setacea All. etc. Transact. of the R. Irish Acad. **26.**
ZERLANG, O. E., Entwickelungsgesch. Unters. üb. d. Florideengattungen Wrangelia u. Naccaria. Flora 1889. **72.**

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

